

SÉRIE A N° 3510

N° D'ORDRE

4382

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

RAYMOND VAISSIÈRE

1^{re} THÈSE. — MORPHOLOGIE ET HISTOLOGIE COMPARÉES DES YEUX DES
CRUSTACÉS COPÉPODES.

2^e THÈSE. — PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 22 Mai 1958 devant la Commission d'examen.

MM. P. P. GRASSÉ, *Président.*

M^{lle} COUSIN }
M. DRACH } *Examineurs.*

PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

1961

SÉRIE A N° 3510

N° D'ORDRE

4382

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

RAYMOND VAISSIÈRE

1^{re} THÈSE. — MORPHOLOGIE ET HISTOLOGIE COMPARÉES DES YEUX DES
CRUSTACÉS COPÉPODES.

2^e THÈSE. — PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 22 Mai 1958 devant la Commission d'examen.

MM. P. P. GRASSÉ, *Président.*

M^{lle} COUSIN }
M. DRACH } *Examineurs.*



PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

—
1961

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen..... M. J. PÉRÈS.

PROFESSEURS

G. JULIA.....	T Analyse sup. et Algèbre sup.	GUINIER	T Physique des solides.
FOCH	T Mécanique phys. et expérim.	JOST	T Physiologie comparée.
PAUTHENIER.....	T Électrotechnique générale.	FORTET	T Calcul des probabilités.
DE BROGLIE.....	T Théories physiques.	SCHWARTZ	T Calcul différentiel et intégral.
PRENANT	T Anatomie et Histologie comp.	CHOUARD	T Physiologie végétale.
GARNIER	T Géométrie supérieure.	MALAVARD	T Aviation.
PÈRES	T Mécan. des fluides et applicat.	BRELOT	T Calcul différentiel.
LAUGIER	T Physiologie générale.	NORMANT	T Chimie organique.
M. CURIE	T Physique (S. P. C. N.).	BÉNARD	T Chimie (P. C. B.).
BARRABÉ	T Géologie structurale et Géologie appliquée.	BUVAT	T Botanique (E. N. S.).
G. DARMOIS	T Calcul des probabilités.	DUGUE	T Statistiques mathématiques.
J. BOURCART.....	T Géographie physique et Géologie dynamique.	GÉLOSO	T Chimie (S. P. C. N.).
PLANTEFOL	T Botanique.	SOULAIRAC	T Psychophysiologie.
GRASSÉ	T Évolution des êtres organisés.	ULRICH	T Physiologie végétale.
PRÉVOST	T Chimie organique.	MARÉCHAL	T Optique théor. et appliquée.
BOULIGAND	T Application de l'analyse à la Géométrie.	KIRRMANN	T Théories chimiques.
CHAUDRON	T Chimie appliquée.	CHADEFAUD	T Botanique.
WYART	T Minéralogie.	DESTRIAU	T Physique (M. P. C.).
TEISSIER	T Zoologie.	M ^{lle} LE BRETON..	T Physiologie générale.
MANGENOT	T Biologie Végétale.	SALEM	T Mathématiques générales.
P. AUGER.....	T Phys. quantique et Relativité.	LFLONG	T Mathématiques générales.
MONNIER.....	T Physiologie générale.	DEVILLERS	T Anatomie et Histologie comp.
PIVETEAU	T Paléontologie.	EHRESMANN	T Topologie Algébrique.
ROCARD	T Physique (E. N. S.).	FRANÇON	T Physique (S. P. C. N.).
H. CARTAN.....	T Mathématiques (E. N. S.).	GLANGEAUD	T Géographie Physique et Géologie dynamique.
LAFFITTE	T Chimie générale.	GODEMENT	T Mathématiques (M. P. C.).
FAVARD	T Géométrie supérieure.	PISOT	T Calcul des Probabilités.
COULOMB	T Physique du Globe.	ROCHE E.....	T Géologie.
M ^{lle} COUSIN.....	T Biologie animale (S. P. C. N.).	SCHATZMANN	T Astrophysique.
CHRÉTIEN	T Chimie minérale.	TERMIER.....	T Paléontologie stratigraphique.
P. DRACH.....	T Zoologie.	ZAMANSKY	T Mathématiques générales.
KASTLER	T Physique.	LENNUIER	T Physique (M. G. P.).
ÉPHRUSSI	T Génétique.	RIZET	T Génétique.
WURMSER	T Biologie Physico-chimique.	ROUTHIER.....	T Géologie appliquée.
RIVIÈRE	T Géologie (S. P. C. N.).	M ^{me} TONNELAT..	T Théories physiques.
GAUTHERET	T Biologie végétale (P. C. B.).	DIXMIER	T Mathématiques (M. P. C.).
LUCAS	T Recherches physiques.	SOUCHAY	T Chimie générale.
A. THOMAS.....	T Biologie cellulaire.	AIGRAIN	T Physique (P. C. B.).
ARNULF	T Optique appliquée.	BRUSSET	T Chimie minérale.
M. MORAND.....	T Enseignement de Physique.	M. LÉVY.....	T Physique théorique.
SOLEILLET	T Physique.	LENORMANT	T Physiologie.
FORTIER.....	T Mécanique expér. des fluides.	M ^{me} CHAIX	T Chimie biologique.
DANJON	T Astronomie.	M ^{me} HUREL-PY..	T Biologie végétale (P. C. B.).
LAPORTE	T Phys. gén. et Radioactivité.	PIAUX	T Chimie (P. C. B.).
JANET	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.	BRUN	T Mécanique expér. des fluides.
PETIT	T Biologie maritime.	LEDERER	T Chimie biologique.
QUENY	T Météo. et dynamique atmos.	M ^{me} DUBREIL..	T Mathématiques.
GALLIEN	T Embryologie.	M ^{me} LELONG.....	T Mathématiques (E. N. S.).
EICHHORN	T Biologie Végétale (S. P. C. N.).	BELLAIR	T Géologie (S. P. C. N.).
DE CUGNAC.....	T Biologie Végétale (S. P. C. N.).	COTTE	T Physique (M. P. C.).
M ^{lle} CAUCHOIS.....	T Chimie physique.	DUBOIS J. E.....	T Chimie (S. P. C. N.).
THELLIER	T Physique du Globe.	LAMOTTE	T Zoologie (E. N. S.).
L'HÉRITIER	T Génétique.	MICHEL	T Chimie (S. P. C. N.).
GRIVET	T Radio-électricité.	OLMER.....	T Energétique générale.
PONCIN	T Mécanique générale.	ROUAULT	T Physique générale.
DUBREIL	T Arithmétique et théorie des nombres.	GAUTHIER.....	T Mécanique appliquée.
QUELET	T Chimie organique.	BARCHEWITZ	T Chimie Physique.
CAENIARD	T Géophysique appliquée.	BROSSEL	T Physique atomique.
CHAMPETIER	T Chimie macromoléculaire.	BUSER	T Biologie animale (P. C. B.).
CUVILLIER	T Micropaléontologie.	CAMUS	T Biologie végétale (P. C. B.).
JUNG	T Pétrographie.	CASTAING.....	T Physique Générale.
TRILLAT	T Microscopie et diffraction électronique.	CURIEN	T Minéralogie et Cristallogr.
WIEMANN	T Chimie organ. et structurale.	MOYSE	T Physiologie végétale.
JACQUINOT	T Spectrosc. et Phys. Céleste.	NOIROT	T Évolut. des Êtres organisés.
VASSY	T Physique de l'atmosphère.	PANNETIER	T Chimie (P. C. B.).
DESTOUCHES	T Théories physiques.	POSSOMPÈS	T Biologie animale (P. C. B.).
M. PRUVOST	T Géologie.	PULLMANN.....	T Chimie théorique.
AMIEL	T Chimie générale (P. C. B.).	TEILLAC	T Phys. nucl. et Radioactivité.
HOCART	T Minéralogie.	TONNELAT.....	T Biologie Physico-chimique.
J. P. MATHIEU..	T Physique (P. C. B.).	VILLE	T Économétrie.
COUTEAUX	T Biologie animale (P. C. B.).	WILLEMART.....	T Chimie (P. C. B.).
MAY	T Biologie animale (P. C. B.).	DODÉ	T Chimie.
CHOQUET	T Calcul différentiel et intégral.	FREYMAN	T Physique (S. P. C. N.).
FELDMANN	T Biologie (P. C. B.).	GUINOCHE	T Biologie végétale (Orsay).
		ROLLET	T Chimie (P. C. B.).
		M ^{lle} JOSIEN.....	T Chimie (P. C. B.).
		CHEVALLEY	T Géométrie algébrique et théor. des groupes.
		DESUELLE	T Chimie biologique.

Secrétaire général..... Ch. MONIER.

*A Monsieur le Professeur M. ROSE
en hommage et avec le respect
affectueux de son élève.*

MORPHOLOGIE ET HISTOLOGIE COMPARÉES DES YEUX DES CRUSTACÉS COPÉPODES

PAR

RAYMOND VAISSIÈRE

SOMMAIRE

INTRODUCTION	3
HISTORIQUE.....	4
MATÉRIEL ET TECHNIQUES.....	7
Chapitre I. — L'ŒIL NAUPLIEN.....	10
A. — <i>Eucalanus elongatus</i> Dana.....	10
1. Situation de l'œil, description sur le vivant.....	10
2. Morphologie, histologie et cytologie des ocelles.....	13
3. Innervation de l'œil.....	17
B. — <i>Candacia oethiopica</i> Dana.....	19
1. Description de l'œil.....	19
2. Cytologie. Les enclaves cellulaires.....	19
3. Les cellules pigmentaires.....	21
4. La couche lamellaire.....	21
5. Les membranes et les appareils dioptriques.....	21
6. Innervation	22
C. — <i>Tisbe (Idya) furcata</i> Baird et <i>Tigriopus fulvus</i> Fischer.....	22
D. — Remarques complémentaires sur les yeux naupliens.....	25
1. <i>Pleuromamma abdominalis</i>	25
2. <i>Diaptomus cyanoceus</i>	25
3. <i>Megacyclops gigas</i>	25
4. Les metanauplius d' <i>Artemia salina</i>	27
E. — Résumé du chapitre et interprétation.....	29
1. La coupe pigmentaire.....	29
2. La sphère cristalline.....	31
3. La couche lamellaire.....	33
4. L'innervation de l'œil nauplien.....	33
5. Discussion.....	34

Chapitre II. — LES COMPLEXES OCULAIRES.....	36
A. — Les yeux des <i>Sapphirinidae</i> et des <i>Corycoecidae</i>	37
1. Les yeux des Sapphirines.....	37
2. Les yeux des Copilies.....	52
3. Les yeux des Corycoecides.....	59
4. Conclusion.....	62
B. — Les yeux de <i>Centropages typicus</i> Kroyer.....	66
1. Description des ocelles latéraux.....	67
2. Description de l'ocelle médian.....	68
3. Innervation des ocelles.....	69
4. Interprétation.....	71
C. — Les yeux des Copépodes parasites.....	72
1. Les yeux des <i>Caliginae</i>	73
2. Les yeux des <i>Lerneidae</i>	78
3. Les yeux des <i>Pandarinae</i>	79
4. Interprétation.....	81
D. — Les yeux des Pontellides.....	81
1. Généralités.....	82
2. Description de l'ocelle médian.....	83
3. Description des ocelles latéraux.....	91
4. Interprétation générale de l'œil des Pontellides.....	96
E. — Les yeux de <i>Cephalophanes refulgens</i> G. O. Sars.....	98
Chapitre III. — LES YEUX COMPOSÉS DES CRUSTACÉS.....	99
1. Structure de l'ommatidie. Le rhabdome. L'innervation chez un Euphausiacé indéterminé.....	100
2. Interprétation.....	101
Chapitre IV. — L'ULTRA STRUCTURE DES CORPS INTERNES D' <i>Artemia salina</i> COMPARÉE A CELLE DES RHABDOMÈRES DES YEUX COMPOSÉS.....	102
1. Ultra structure des rétines d'Insecte et des Crustacés.....	102
2. Ultra structure du corps interne des cellules rétinienne de l'œil nauplien d' <i>Artemia salina</i>	103
3. Intérêt de cette comparaison.....	103
RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS.....	104
COMPLÈMENT PHOTOGRAPHIQUE.....	117
BIBLIOGRAPHIE.....	121

AVANT-PROPOS

Monsieur le Professeur P. P. GRASSÉ a suivi la progression de ces recherches et m'a permis de les terminer dans son laboratoire de microscopie électronique appliquée à la Biologie. Ses conseils m'ont été extrêmement précieux, sa bienveillante attention a été pour moi un bien grand réconfort. Je tiens à lui exprimer ma très sincère et respectueuse gratitude pour l'aide qu'il n'a jamais cessé de m'apporter.

Mademoiselle G. COUSIN, Professeur à la Sorbonne, Monsieur le Professeur P. DRACH ont bien voulu accepter de juger ce travail. Je les en remercie vivement et les prie de croire en ma profonde reconnaissance.

Mes remerciements s'adressent aussi à Monsieur le Professeur HOLLANDE, qui mit à ma disposition les moyens matériels nécessaires à mes travaux.

Je ne saurais oublier Monsieur le Professeur VALLMITJANA, Directeur du laboratoire d'histologie de la Faculté des Sciences de Barcelone qui, fort obligeamment, voulut bien m'initier aux techniques délicates d'imprégnations argentiques. Je lui adresse mes plus vifs remerciements.

INTRODUCTION

Les yeux des Invertébrés, et surtout des Arthropodes, ont depuis fort longtemps attiré l'attention des chercheurs. De ce fait, ils ont été l'objet de nombreux mémoires. Cependant, parmi les auteurs, bien peu se sont attachés à décrire les yeux des Crustacés Copépodes, et les quelques travaux effectués sont restés le plus souvent fragmentaires et très imprécis.

L'un des types d'yeux le mieux étudié est certainement l'œil nauplien. Il est en effet très fréquent et se rencontre chez tous les nauplius. Les Copépodes éclosent à ce stade larvaire et, pour beaucoup d'entre eux, l'œil persistera chez l'adulte sous la forme primitive de trois ocelles simples juxtaposés, situés dans la tête de l'animal, entre les deux premières antennes.

Chez un certain nombre de Copépodes, l'œil nauplien disparaît à la dernière mue du métanauplius, pour faire place, et cela très brusquement, à un appareil visuel souvent fort complexe et qui, dans la plupart des cas, présente des appareils dioptriques cuticulaires.

Le fait que cette métamorphose s'effectue si brusquement, ne permet pas d'établir en toute certitude que le complexe de l'adulte dérive directement des ocelles de l'œil larvaire. Les phases embryonnaires, et post-embryonnaires qui pourraient nous aider à reconstituer cette évolution sont très brèves ; en outre, la larve au cours de sa métamorphose présente des tissus fort peu différenciés, dont il est difficile de définir l'origine. Enfin, l'élevage d'espèces pélagiques ou parasites requiert des conditions souvent impossibles à satisfaire.

Par contre, il est possible de comparer des types d'yeux très différents, convenablement choisis, et de comprendre de quelle manière certaines de ces modifications ont pu s'effectuer.

Enfin, il est normal d'établir des analogies entre certains complexes oculaires et les ommatidies des yeux composés, ne serait-ce que pour conclure à une simple homologie de fonction.

Pour bien comprendre la structure et l'origine de ces formations oculaires, nous avons adopté le plan suivant :

1. Historique. — 2. Matériel et techniques utilisés. — 3. L'œil nauplien. — 4. Les complexes oculaires. — 5. L'ommatidie. — 6. Comparaison de l'ultra structure des rhabdomères et des corps internes. — 7. Résumé général et conclusions.

HISTORIQUE

C'est en 1850 que DANA publie ses premières observations sur les yeux des Copépodes. On trouve dans ce travail quelques remarques très sommaires sur les yeux des genres *Sapphirina* et *Corycoeus*. Cette description se limite à l'aspect extérieur de ces yeux et à leur similitude de structure. LUBBOCK, en 1853, donne des renseignements très imprécis sur l'œil de *Pontella bairdi* — de même que GEGENBAUR, en 1858, sur l'œil de *Sapphirina*.

Treize ans plus tard, CLAUS établit que l'œil de Copépode, d'une manière générale, est formé d'un cristallin enchâtonné dans un corps pigmentaire. Il distingue dans certains yeux une rétine striée qui appartient au corps pigmentaire et entoure la boule cristalline. Dans les cellules rétiniennes, CLAUS met en évidence des corps particuliers « les Binnenkörper », et considère certains yeux comme inversés, car ils reçoivent les filets nerveux par leur côté externe. Très souvent le texte et les dessins sont imprécis, difficiles à comprendre. Les principaux yeux étudiés dans ce mémoire sont ceux des genres *Sapphirina*, *Sapphirinella* (*Copilia*), *Corycoeus*, *Caligus*, *Ireneus*, *Pontella*.

Le premier schéma très clair qui nous est donné est celui de l'œil d'*Eucalanus elongatus* par GRENACHER, en 1879. L'auteur met en évidence un Binnenkörper dans chacun des trois ocelles et pense que le pigment rouge est contenu dans ce corps qui forme la région basale de l'ocelle. Il homologue la zone pigmentaire à une rétine.

Dans une étude générale des yeux d'Arthropodes PARKER, en 1891, décrit l'œil de *Pontella mediterranea*, et signale une lentille derrière laquelle se trouvent des cellules rétiniennes remplies d'un pigment

soluble dans l'alcool. Ses dessins représentent une suite de coupes histologiques, souvent mal orientées, et très difficiles à interpréter.

A la même époque, RICHARD met en évidence une région uniquement pigmentaire, située entre les ocelles, composée de cellules spécialisées, chez les Copépodes *Cyclops fuscus* et *Diaptomus amblyodon*.

C'est en 1901 que paraît le bon de travail de HESSE sur les yeux d'Arthropodes. Malheureusement cette étude trop générale donne très peu de renseignements sur les yeux de Copépodes. HESSE y précise la nature striée de la région inférieure de la cellule rétinienne. Il considère qu'elle est constituée par un assemblage de bâtonnets très fins qui seraient les extrémités des neurofibrilles. HESSE définit cette région comme un « Stiftchensaum ». Il décrit également des Binnenkörper rubannés dans les cellules rétiniennes de l'ocelle d'*Eucalanus attenuatus*.

Un peu plus tard, en 1908, l'œil médian d'*Eucalanus elongatus* Dana est très longuement étudié par ESTERLY. D'après cet auteur, les trois ocelles de l'œil nauplien reposent sur une cellule pigmentaire unique, médiane. Pour chaque ocelle, les cellules rétiniennes composent une sphère cristalline à la base de laquelle se trouve une, ou deux plaques basales. Dans les cellules, ESTERLY retrouve les « phaosomes » qu'il homologue aux Binnenkörper des auteurs allemands, et il décrit les premières ramifications du nerf optique à l'intérieur de chaque ocelle. L'auteur établit nettement la présence d'une fibre nerveuse par cellule rétinienne, mais les ramifications neurofibrillaires ne sont pas dessinées avec précision. Il signale en outre des formations intra-cérébrales qu'il homologue à des yeux très primitifs. Le travail d'ESTERLY est très important, mais renferme de nombreuses inexactitudes.

L'étude détaillée des yeux de *Pontella mediterranea* est entreprise en 1914 par LEDER. L'œil médian de ce Copépode est enchâssé dans une coupe pigmentaire dont la surface est différenciée en un tapetum formé de fibrilles très fines. LEDER admet l'arrivée des fibres nerveuses par la face externe des cellules rétiniennes. Il ne suit pas leur trajet dans le cytoplasme, mais reconnaît la terminaison des neurofibrilles à l'intérieur d'un corps interne après un court trajet spiralé. Les dessins sont très mauvais et ne semblent pas correspondre au texte.

En 1927, à propos d'une étude sur la répartition des caroténoïdes chez un Harpacticide marin *Idya (Tisbe) furcata* Baird, LWOFF décrit soigneusement l'œil de ce Copépode et met en évidence une coupe pigmentaire formée de deux cellules dont la face interne est différenciée

en un tapis de cubes de caroténoïdes-protides bleu, juxtaposés. Entre la coupe pigmentaire et la sphère cristalline, formée de cellules rétinienne, se trouvent des lamelles superposées, formant la zone lamellaire pour laquelle l'auteur émet l'hypothèse d'une homologie avec le rhabdome des ommatidies. La sphère cristalline aurait le double rôle d'appareil dioptrique et d'appareil sensoriel. L'auteur n'écarte pas, malgré tout, l'idée d'une rétine représentée par les cellules de la couche pigmentaire. Cependant l'arrivée d'un tronc nerveux, dont on ne voit pas les terminaisons, au milieu des cellules cristallines confirmerait le rôle sensoriel de ces dernières.

La même année, FRIEDRICH étudie la morphologie de l'œil de *Labidocera wollastoni* Lubbock. Copépode Pontellide, qu'il décrit soigneusement. Mais ce travail, inspiré de celui de LEDER sur *Pontella mediterranea*, n'apporte aucun fait nouveau quant à la valeur et aux rapports des différentes régions de l'œil. Plus tard, en 1932, ce même auteur publie un long travail sur les yeux de deux Corycoïdes : *Corycoeus rostratus*, *C. anglicus* et de deux Sapphirines : *Sapphirina angusta*, *S. gemma*. L'auteur ne semble pas connaître le travail de LWOFF et par suite fait un certain nombre d'erreurs d'interprétation qui sont graves. D'autre part, l'emploi exclusif ou presque de la méthode des coupes laisse échapper de nombreux faits de première importance, et ne permet pas d'étudier en particulier la localisation des pigments qui sont dissous par les réactifs. Enfin, FRIEDRICH semble confondre plaques basales, Binnenkörper et phaosomes que les auteurs séparent.

Cette analyse rapide des différents travaux, les plus importants, rend compte des difficultés nombreuses qui nous empêchent de nous faire une idée précise de la morphologie et de la cytologie des yeux de Copépodes. De trop nombreuses erreurs d'interprétation, des dessins rarement précis, des confusions de terminologie, sont la cause de ces difficultés. Nous n'en avons fait qu'une critique globale et nous discuterons les points sur lesquels notre opinion diffère à mesure que nous les rencontrerons.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

a. — Le Matériel.

Presque tous les animaux proviennent de la région d'Alger, et la plupart sont marins.

Parmi les Copépodes libres nous avons choisi : *Eucalanus elongatus* Dana ; *Candacia aethiopica* Dana ; *Tisbe furcata* Baird ; *Tigriopus fulvus* Fischer ; *Pleuromamma abdominalis* Lubbock ; *Megacyclops gigas* Claus ; *Diaptomus cyanæus* Gurney ; *Centropages typicus* Kroyer ; *Centropages chierchiae* Giesbrecht ; *Sapphirina maculosa* Giesbrecht ; *Sapphirina gemma* Dana ; *Corina longifurca* Rose-Vaissière ; *Corina granulosa* Giesbrecht ; *Copilia mediterranea* Claus ; *Copilia vitrea* Haeckel ; *Corycaeus clausi* Dahl ; *Anomalocera patersoni* Templeton ; *Pontellopsis regalis* Dana ; *Labidocera wollastoni* Lubbock.

Parmi les Copépodes parasites, nous avons étudié : *Lepeophtheirus nordmanni* Milne-Edwards, parasite du poisson lune ; *Caligus diaphanus* Nordmann, parasite du grondin *Trigla corax* ; *Penella species* Rose-Hamon, parasite des Mollusques *Creseis* ; *Nogagella siphonophorae* Rose, rencontré sur un Siphonophore une première fois, puis libre dans quelques planktons ; *Nesippus borealis* Steenstrup et Lutken, *Pandarinae* rencontré également libre dans le plankton.

Pour l'étude des stades post-embryonnaires de l'œil nauplien et des yeux composés, nous avons utilisé un Phyllopode Branchiopode : *Artemia salina* Leach dont il est aisé de se procurer les œufs et dont l'élevage en eau salée ne présente aucune difficulté.

Notre travail sur l'ommatidie a été effectué sur l'œil composé d'un Euphausiacé indéterminé trouvé dans un plankton.

b. — Les Techniques.

L'examen sur le vivant a toujours été pratiqué et nous a donné des renseignements très précieux, surtout pour la localisation du pigment. Lorsque l'organe était enfoncé dans les tissus, nous l'avons disséqué à l'aide de minuties montées. Généralement l'examen était fait dans de l'eau de mer diluée au 1/3 et la préparation plus ou moins écrasée selon les besoins.

Le principal colorant vital utilisé a été le bleu de méthylène en solution aqueuse à des concentrations variées. D'une manière générale, les résultats ont été décevants. Nous n'avons pratiquement jamais obtenu de coloration des terminaisons nerveuses dans l'œil, quelle que soit la méthode employée : immersion de l'animal dans la solution, ou injection de solutions plus ou moins concentrées.

Pour les techniques topographiques, les fixateurs les plus employés, et ceux qui nous ont donné le plus de satisfactions, ont été le Bouin alcoolique et le Zenker. Nous n'avons jamais dépassé 7 heures, de fixation que nous avons fait suivre :

— soit d'une « triple coloration » de MALLORY, dont la polychromie permet une lecture très agréable des préparations.

— soit d'une coloration par le mélange de MANN,

— soit d'une coloration à l'hématoxyline selon HEDENHAIM complétée par le mélange éosine-vert lumière de PRENANT.

Ces deux dernières techniques nous ont donné des résultats remarquables de finesse et de précision.

Pour les techniques cytologiques, les deux principaux fixateurs furent l'Altmann et le Helly, ce dernier suivi d'une post-chromisation. Les deux colorations principalement pratiquées le furent selon ALTMANN et VOLKONSKY. La technique de MANN-KOPSCH a toujours échoué sur notre matériel.

Enfin, pour la mise en évidence de certains troncs nerveux, ou de certaines terminaisons nerveuses, nous avons employé les imprégnations argentiques. Ce sont :

— La technique de GOLGI-CAJAL, modifiée par SANCHEZ, au chromate d'argent.

— La technique de GROSS, que nous avons légèrement modifiée pour la préimprégnation qui doit durer 12 heures.

— La technique de BALBUENA que nous avons modifiée de la manière suivante :

1. Fixation à l'alcool pyridiné à 25 % pendant 24 heures.
2. Mordantage dans un extrait alcoolique de liège pendant 72 heures.
3. Imprégnation dans une solution de nitrate d'argent à 1,5 % pendant 5 jours à l'étuve à 40°.
4. Rinçage très rapide à l'eau distillée et réduction par le réducteur de Cajal pendant 24 heures.

— Acide pyrogalique ou hydroquinone.....	1 gr
— Eau distillée.....	100 cc
— Formol neutre.....	10 cc

5. Virage au Chlorure d'or à 0,1 % pendant 30 minutes et fixage par une solution d'hyposulfite de sodium à 5 % pendant 30 minutes.

6. Déshydratation, inclusion et coupes à la paraffine. Montage au baume du Canada.

Dans certains cas de surimprégnation, nous avons pu améliorer la préparation avec l'affaiblisseur Farmer.

Solution I.....	Eau.....	500 cm ³
	Hyposulfite de Na.....	50 gr
Solution II.....	Eau.....	100 cm ³
	Ferrieyanure de K.....	10 gr

Prendre 100 cm³ de I }
 et 2,5 cm³ de II } le mélange ne se conserve pas plus d'une heure.

Enfin, très récemment, nous avons effectué quelques observations au microscope électronique. Le fixateur qui nous a donné les meilleurs résultats est le mélange de DALTON dans lequel la solution d'acide osmique était portée à 4 % et faite dans de l'eau de mer. D'autre part, nous avons utilisé 1 volume de solution osmiée pour 2 volumes de solution bichromatée.

Composition du mélange fixateur de DALTON :

Solution I	Os O ₄	1 gr
	eau distillée.....	50 cc
Solution II....	Solution chromique à 4 %.....	25 cc
	Solution chlorurée (ClNa 1,8 gr).....	50 cc
Amener au pH 7,3 par addition de Na OH N/10 goutte à goutte.		
Mélanger I et II à parties égales.		

CHAPITRE I.

L'ŒIL NAUPLIEN

C'est un œil que l'on rencontre toujours chez la larve nauplius et fréquemment, chez les Copépodes adultes.

D'une manière générale, tous les auteurs s'accordent pour admettre que :

1° L'œil nauplien se compose de 3 ocelles, l'un ventral, les deux autres latéro-dorsaux.

2° Que chaque ocelle comprend une région pigmentaire située à sa base.

3° Qu'un nerf issu de la région antérieure du cerveau arrive à la face postérieure de l'œil.

4° Que les fibres nerveuses se partagent entre les 3 ocelles dans lesquels elles pénètrent après avoir traversé la couche pigmentée.

Nous étudions dans ce chapitre cet œil chez : *Eucalanus elongatus* Dana, *Candacia æthiopica* Dana, *Tisbe furcata* Baird, *Tigriopus fulvus* Fischer, *Pleuromamma abdominalis* Lubbock, *Diaptomus cyanæus* Gurney, *Megacyclops gigas* Claus et quelques stades post-embryonnaires d'un Phyllopode Branchiopode : *Artemia salina* Leach.

A. — *Eucalanus elongatus* Dana.

Eucalanus elongatus est un Copépode pélagique du sous-ordre des Calanoïda, Paracalanina, de la famille des Eucalanidae. Il est très commun en Méditerranée.

1. — Situation de l'œil et description sur le vivant.

L'œil est situé dans la tête, entre les deux premières antennes, un peu en arrière de la base du rostre (fig. 1).

Il mesure 600 μ de hauteur, sur 850 de large et 600 d'épaisseur. Les deux ocelles latéraux (fig. 1, *Oe*) sont de taille égale, ovoïdes. L'ocelle médian est subsphérique avec un léger aplatissement des pôles supérieur et inférieur ; il est un peu moins volumineux que les deux autres. Tous ont la même structure.

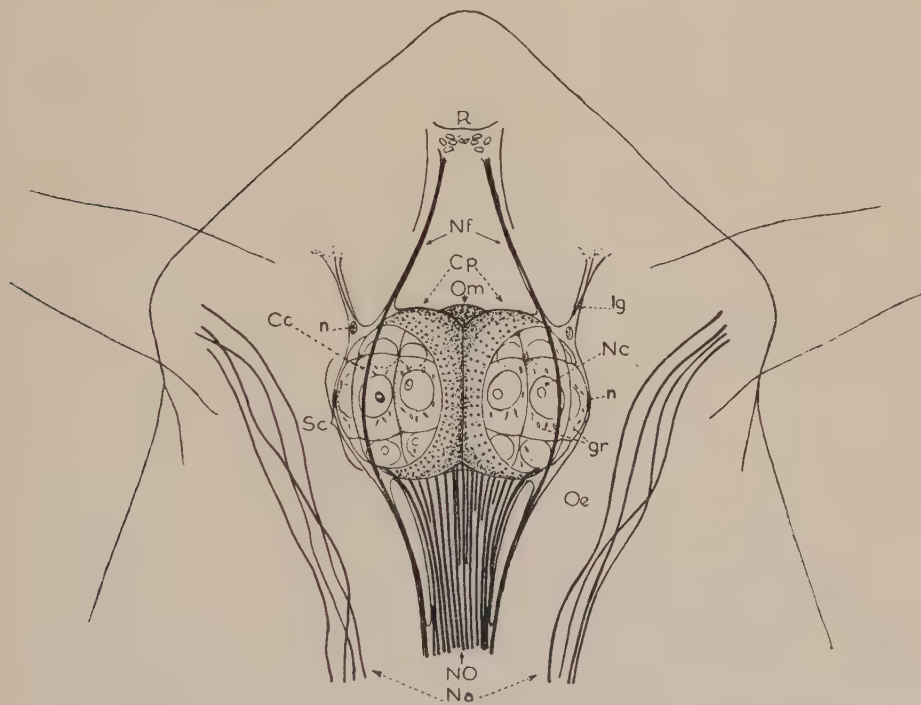


FIG. 1. — Vue dorsale in-situ de l'œil d'*Eucalanus elongatus*. *Cp* : coupe pigmentaire ; *gr* : granulations réfringentes ; *lg* : ligament suspenseur ; *n* : noyau de la membrane ; *Ne* : nerf antennaire ; *Nc* : noyau de la cellule cristalline ; *Nf* : nerf frontal ; *NO* : nerf optique ; *Oe* : ocelle latéral ; *Om* : ocelle médian ; *R* : rostre ; *Sc* : sphère cristalline.

Vu de dos, l'œil apparaît comme une tache pigmentaire en forme d'*X*, de couleur rouge orangé avec des reflets bleutés. Il arrive parfois que le bleu domine dans la teinte générale. Cette forme en *X* est due à la juxtaposition des ocelles par la face pigmentée. L'ocelle médian repose sur l'hypoderme ventral auquel il est retenu par une membrane.

Le nerf optique part de la région antérieure du cerveau, atteint l'œil par le bord postérieur et y pénètre. Deux nerfs symétriques longent latéralement le nerf optique, puis s'en séparent au cinquième antérieur de son trajet pour passer sur les ocelles latéraux et aboutir au rostre.

La distribution des nerfs est particulièrement visible après une coloration vitale au bleu de méthylène (fig. 1, *Nf*, *No*).

La région pigmentaire forme un massif turgescant (fig. 1, *Cp*), avec deux dépressions latéro-dorsales et une dépression médio-ventrale ; chacune loge un groupe de cellules très réfringentes qui constituent la sphère cristalline (fig. 1, *Sc*) des auteurs. Dans chaque cellule de la sphère cristalline, on peut voir un très gros noyau (fig. 1, *Ne*) avec un nucléole volumineux. Les noyaux sont disposés près de la surface et sont au

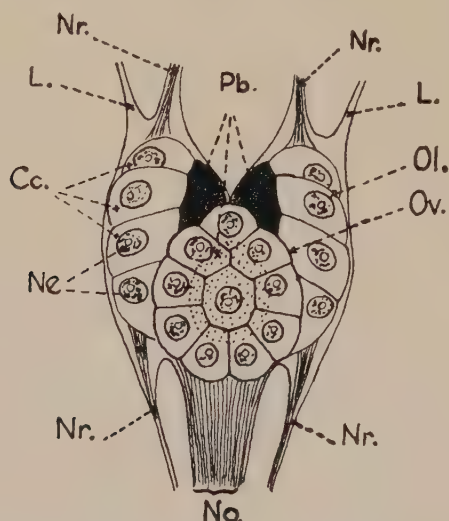


FIG. 2. — Vue ventrale de l'œil d'*Eucalanus elongatus* (d'après GRENACHER). *Cc* : cellules cristallines ; *L* : ligament suspenseur ; *Ne* : noyau de cellule cristalline ; *No* : nerf optique ; *Nr* : nerfs rostraux ; *Ol* : ocelle latéral ; *Ov* : ocelle ventral ; *Pb* : plaques basales.

nombre de 9 pour les ocelles latéraux et de 10 (fig. 2, *Nc*) pour l'ocelle médian. Au niveau du noyau, le cytoplasme contient des granulations réfringentes (fig. 1, *gr*).

Au fond de la sphère cristalline (fig. 1 *Sc*), une région plus réfringente donne l'impression d'un plateau gélatineux, épais, en particulier sur ses bords antérieur et postérieur ; il épouse parfaitement la convexité de la sphère et forme la *plaque basale* (fig. 2, *Pb*).

En écrasant la préparation, il est possible de séparer la sphère cristalline de la coupe pigmentaire (fig. 1 *Cp*). On voit alors que le nerf optique se divise en rameaux avant de pénétrer dans les ocelles.

La pression sur la lamelle met en évidence une couche différenciée

de la *coupe pigmentaire*. Cette zone composée de petits cubes bleu-azur ou bleu-marine juxtaposés (fig. 1) se trouve près de la surface externe. Le pigment rouge, sous-jacent, n'est pas à l'état diffus, mais contenu dans des sphérules bien séparées les unes des autres.

2. — Morphologie, histologie et cytologie des ocelles.

La sphère cristalline de l'ocelle médian est composée de 10 cellules disposées ainsi (fig. 2, *Cc*) : une cellule antérieure suivie d'un groupe de 8 cellules symétriques en couronne autour d'une cellule centrale. La sphère cristalline de chaque ocelle latérale est constituée de 9 cellules disposées en 3 rangs de 3, dans un même plan (fig. 1, *Cc*).

Les cellules sont bien séparées les unes des autres par une membrane ; les noyaux se trouvent dans la région supérieure. Au fond de la sphère cristalline, la plaque basale (fig. 2, *Pb*) a une forme de cuilleron dont la concavité est dirigée vers la surface de la sphère. Mais alors que la plaque basale de l'ocelle médian semble unique, celle de chaque ocelle latéral est séparée en deux parties subégales : l'une antérieure, l'autre postérieure. Un examen plus attentif montre qu'en réalité chaque plaque basale est constituée par la juxtaposition de *corps internes*. Il y a un corps interne au fond de chaque cellule rétinienne (fig. 3 A et 3 B, *CI*) de telle sorte que la plaque basale de l'ocelle médian est formée de 10 corps internes et celle de chaque ocelle latéral est formée par l'assemblage de 9 corps internes.

Pour chaque ocelle, une coupe de cellules pigmentaires doublée intérieurement de lamelles superposées, enchâsse la sphère cristalline (fig. 3 A et 3 B, *Cp*, *Zl*). Chaque ocelle est entouré d'une membrane qui forme une petite logette (fig. 3 A et 3 B, *m*).

a. — LES CELLULES DE LA SPHÈRE CRISTALLINE.

Toutes les cellules sont semblables. Le noyau, volumineux, ovoïde, mesure 11 μ sur 9. Il est réticulé mais avec de faibles affinités tinctoriales. Il est toujours bien nucléolé (fig. 3 A et 3 B, *Nc*).

Le cytoplasme finement granuleux est un peu éosinophile et renferme diverses enclaves. Autour du noyau et dans la moitié supérieure de la cellule se trouvent les *Phaosomes*. Ce sont des corps de formes variées, en aiguille, en bâtonnet court et noueux, mais le plus souvent

en croissant aux pointes très aiguës (fig. 3 A et 3 B, *Ph*). Ils se colorent en rouge après la fuchsine acide à condition que la fixation, suivie d'une oxydation, ait été faite avec un liquide osmié ; après les fixations formolées et les post-chromisations, la fuchsine les colore en rouge vitreux. Cependant ce même colorant dans le « triple stain » de Mallory s'y fixe bien. Après l'hématoxyline, ils se colorent très faiblement. Ils sont légèrement éosinophiles. Seule une très longue imprégnation à l'acide osmique ou au nitrate d'argent, permet de les mettre parfaitement en évidence. Après les fixateurs nucléaires (Bouin, Bouin alcoolique, etc.),

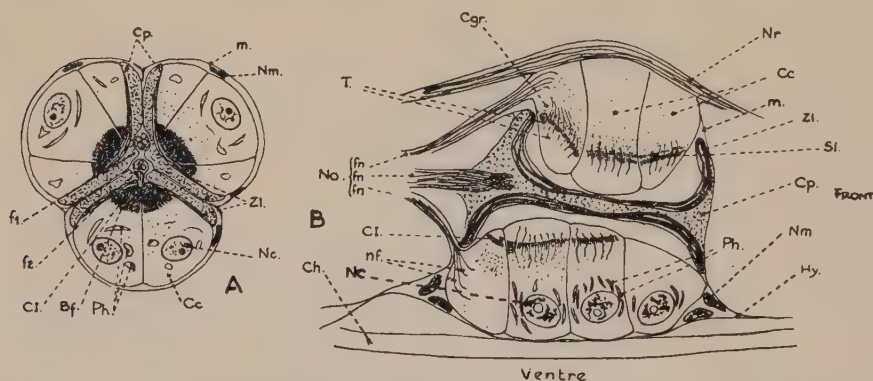


FIG. 3. — A : coupe frontale de l'œil d'*E. elongatus* — B : coupe longitudinale légèrement tangentielle. *Bf* : bordure frangée du corps interne ; *Cc* : cellules cristallines ; *Cgr* : cytoplasme granuleux ; *Ch* : chitine ; *Cl* : corps interne ; *Cp* : cellules pigmentaires ; *fl* : faisceaux nerveux de locelle médian ; *f2* : faisceau des ocelles latéraux ; *fn* : fibre nerveuse ; *Hy* : hypoderme ; *m* : membrane des ocelles ; *nf* : neurofibrilles ; *Nc* : noyau de cellule cristallinienne ; *No* : nerf optique ; *Nm* : noyau de l'enveloppe des ocelles ; *Nr* : nerf rostral ; *Ph* : phaosomes ; *Sl* : zone chromophobe (Schaltzone) ; *T* : terminaison neurofibrillaire ; *Zl* : zone lamellaire.

exception faite pour le Zenker, les phaosomes sont auréolés d'une zone claire. Ce halo correspond à une aire vacuolaire provoquée par la contraction du corpuscule et du cytoplasme.

Au fond de la cellule, le *corps interne* peut prendre des formes variables selon la position de celle-ci. Dans les cellules périphériques, il est épais, tétraédrique. Dans les cellules centrales, il est épais sur les bords, mais se réduit à une plaque mince au milieu. Il se colore en jaune après le Mallory, en rose après le mélange de Prenant. Après cette coloration, il arrive que dans certaines conditions (surfixation en particulier), il se teinte par le vert lumière. Il a une certaine affinité pour l'hématoxyline, mais il se différencie bien avant la chromatine. La fuchsine d'Altmann le colore à condition que la fixation soit faite avec un liquide

non osmié. Enfin il réduit le nitrate d'argent et l'acide osmique. Il est donc composé en grande partie de substances réductrices. Après une fixation rapide au formol, ou sur l'œil fraîchement disséqué, il est possible de le colorer par les solutions alcooliques de bleu BZL ou de noir Soudan. Ce qui démontre que les constituants sont riches en substances lipidiques.

On distingue deux régions dans le corps interne (fig. 3 A et 3 B, *CI*) : l'une profonde, quelquefois vacuolaire, mais sans structure visible, et une région superficielle finement striée dans le sens vertical qui constitue la *bordure frangée* (fig. 3, *Bf*). Les franges sont régulièrement espacées, très courtes. Elles sont particulièrement bien visibles après le mélange de Prenant et se distinguent par une couleur plus vive sur un fond cytoplasmique rose pâle. Lorsque la fixation est trop brutale, on distingue entre la bordure frangée et la masse du corps interne, une bande étroite incolore : la « *Schaltzöne* » des auteurs de langue allemande (fig. 3 B, *SI*). Cette zone n'a jamais été retrouvée après des fixations convenablement menées et doit être considérée comme un artéfact.

La juxtaposition des corps internes, forme pour chaque ocelle une plaque basale (fig. 2, *Pb*).

Le chondriome est réparti dans toute la cellule mais il est plus dense entre la région des phaosomes et la surface du corps interne. Il est représenté par des mitochondries et des chondriomites parfaitement visibles après le Volkonsky.

b. — LA COUCHE LAMELLAIRE (fig. 3 A et 3 B, *Zl*).

Située entre la sphère cristalline et la couche pigmentaire, elle est formée de lamelles superposées, peu nombreuses, qui prennent naissance aux points de pénétration des fibres nerveuses optiques. Ces lamelles se séparent progressivement les unes des autres pour converger de nouveau à la périphérie de la coupe pigmentaire, ou plus exactement, selon la ligne de contact périphérique de la coupe pigmentaire et de la sphère cristalline. Après les fixateurs tels que le Bouin ou le formol, la zone lamellaire apparaît comme une couche mince, le plus souvent sans structure, translucide. Après les fixateurs à base de chlorure mercurique, les lamelles se détachent nettement et deviennent bien visibles. Il en est de même après les fixations à l'alcool. Les mélanges osmiés les colorent en noir surtout à proximité de la sphère cristalline. Dans certaines conditions (fixation à l'alcool), elles sont argyrophiles. Elles se

teintent en vert après le mélange de Prenant, et en bleu après le Mallory.

La couche lamellaire a pour origine le névrilemme des fibres nerveuses comme le montrent certaines imprégnations argentiques. Le névrilemme se sépare des fibres au moment où celles-ci arrivent au contact de la membrane des cellules de la sphère cristalline. Il s'épanouit alors pour donner la configuration que l'on connaît. D'autre part, il ne serait pas surprenant que cette région contienne un liquide probablement protéique. Certaines préparations montrent entre les lamelles et contre la coupe pigmentaire un coagulum qui confirmerait cette hypothèse.

c. — LA COUPE PIGMENTAIRE (fig. 1, 3 A et 3 B, *Cp*).

Nous avons vu qu'elle enchâsse la sphère cristalline et n'en est séparée que par la couche lamellaire.

Elle est composée d'au moins 2 cellules qui sont juxtaposées selon l'axe longitudinal de l'ocelle. Le cytoplasme est très vacuolaire après les fixateurs histologiques courants et après les déshydratations successives nécessaires au montage. Après le formol et les fixateurs cytologiques, il est beaucoup plus homogène. Ceci est dû au fait qu'il est presque entièrement occupé par des sphérules lipidiques insolubilisés par les sels de chrome. On peut mettre en évidence la nature lipidique des gouttelettes par des solutions de bleu B.Z.L. ou de noir Soudan, ou bien par les fixateurs osmiés dont le tétr oxyde d'osmium est réduit à leur niveau. Ces sphérules représentent le substrat du pigment contenu dans les cellules.

La région superficielle externe des cellules est différenciée en un pavage régulier de petits cubes bleu-azur sur le vivant, visibles après une fixation et une coloration selon ALTMANN, sous la forme d'un quadrillage régulier jaune paille.

Les pigments rouges ou oranges contenus dans les sphérules lipidiques sont à l'état dissout et sont constitués essentiellement de caroténoïdes qui donnent les réactions caractéristiques ; ils sont dissous par les solvants organiques ; ils virent : au brun sombre avec des solutions iodées (lugol), au bleu avec l'acide sulfurique, au vert avec l'acide nitrique. Après ces acides, le virage est suivi d'une décoloration rapide.

La couche différenciée externe est composée de cubes de caroténoïdes-protides. Ils se décomposent à la chaleur en libérant les caroténoïdes

rouges. Nous avons pu observer la disparition progressive de la couleur bleue en ajoutant sur une lame et sous le microscope de l'eau à une température comprise entre 80 et 90° C.

3. — Innervation de l'œil.

a. — INNERVATION DES OCELLES (fig. 1 et 4).

Le nerf optique prend naissance dans la région antérieure du cerveau entre les masses symétriques de cellules qui représentent les deux ganglions céphaliques. Il s'échappe du cerveau sous la forme d'un gros faisceau de fibres. De part et d'autre du nerf optique, prenant naissance

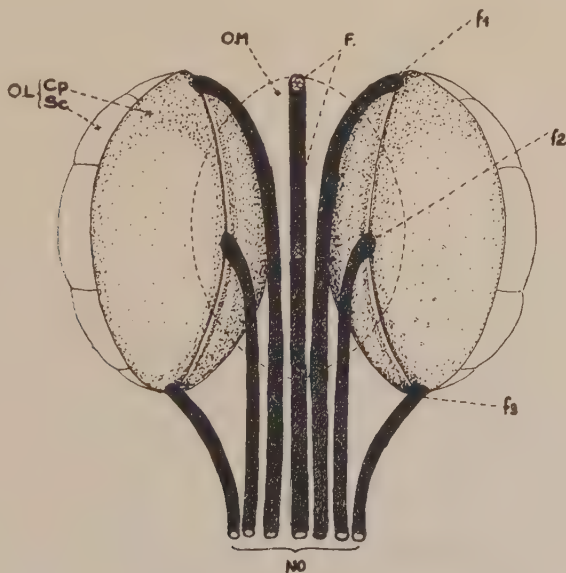


FIG. 4. — Schéma de distribution des fibres nerveuses dans l'œil d'*E. elongatus*. Cp : coupe pigmentaire ; f1 : faisceau antérieur ; f2 : faisceau central ; f3 : faisceau postérieur ; F : faisceaux superposés de l'ocelle médian ; NO : nerf optique ; OL : ocelle latéral gauche ; OM : ocelle médian ; Sc : sphère cristalline.

à la face dorsale interne des ganglions cérébroïdes, apparaissent les deux nerfs rostraux (*N/d* et *N/g*). Les trois nerfs séparés à l'origine convergent très vite ; enveloppés de la membrane du cerveau ils se dirigent vers l'œil selon l'axe antéro-postérieur du Copépode, appliqués contre l'hypoderme ventral. Sur leur parcours les fibres s'étalent sur la face ventrale, puis se regroupent. Peu avant d'arriver à l'œil, les trois troncs

nerveux se séparent ; le nerf optique pénétrera dans l'œil (fig. 1, *NO*), les nerfs rostraux (*Nf*) passeront sur les ocelles latéraux.

En arrivant à proximité des trois ocelles, les fibres du nerf optique tendent à former un cône dont la base s'applique étroitement contre l'œil. Les fibres constituent alors 3 groupes (fig. 4) dont chacun est destiné à un ocelle ; et pour chacun d'eux, le groupe correspondant se divise en 3 sous-groupes dont un pénètre par la face postérieure de l'ocelle (fig. 4, *f3*), un second, selon l'axe antéro-postérieur, passe entre les cellules pigmentaires (*f2*), le troisième par la face antérieure (*f1*).

Les fibres nerveuses au contact de la sphère cristalline se séparent de leur névrilemme ; celui-ci, nous l'avons vu, concourt à former la couche lamellaire. Elles passent entre les cellules puis entrent dans celles-ci par la face supérieure ou légèrement latérale (fig. 3 B, *fn*). Il y a une fibre par cellule ; ainsi l'ocelle médian reçoit 10 fibres et chaque ocelle latéral 9 fibres.

b. — INNERVATION DE LA CELLULE DE LA SPHÈRE CRISTALLINE (fig. 3 B).

La fibre nerveuse pénètre toujours au niveau et à proximité du noyau de la cellule. Dès sa pénétration, elle se résoud en nombreuses neurofibrilles qui entourent le noyau. Certaines de ces fibrilles se terminent alors à cet endroit ; mais la plupart se dirigent vers le corps interne. Sur leur trajet elles s'évalent en éventail et se ramifient. Quelques ramifications arrivent à proximité des phaosomes, mais la majeure partie des troncs fibrillaires arrive à la surface du corps interne. Le cytoplasme qui entoure les neurofibrilles devient très granuleux, et strié. L'accumulation de granules éosinophiles et la striation contribuent à donner cette configuration frangée de cette zone superficielle. La neurofibrille s'épaissit pour former un petit bâtonnet noueux entre les franges, puis se prolonge par un très fin filament qui pénètre dans la masse amorphe du corps interne en suivant un parcours plus ou moins sinueux (fig. 3 B, *T'*). Le filament s'y termine par un tout petit granule qui semble parfois vésiculeux.

Il arrive que la région superficielle du corps interne se sépare de la masse amorphe. On remarque alors entre ces deux zones une couche claire de faible épaisseur que les auteurs de langue allemande ont nommée la « *Schaltzöne* » (fig. 3 B, *Sl*). Cette couche incolore est traversée par les neurofibrilles nombreuses et qui sont très visibles. La *schaltzöne* peut

être comprise comme une surface de clivage entre le cytoplasme et le corps interne, qui ne devient apparente que dans les cas de fixation trop énergique, et surtout dans les cas de surfixation. Lorsque les animaux sont prélevés très frais, et que l'action du fixateur n'est pas prolongée au delà de 7 heures, la Schaltzône n'est jamais visible.

B. — *Candacia oethiopica* Dana.

Candacia oethiopica est un Copépode pélagique du sous-ordre des Calanoïda, Candacina, famille des *Candacidae*. Il est fréquent en Méditerranée.

Chez les espèces de ce genre, l'œil est du type nauplien, et situé dans la région antérieure de la tête entre les deux premières antennes.

1. — Description de l'œil (fig. 5).

L'œil, à 3 ocelles, est semblable à celui d'*Eucalanus elongatus*. La sphère cristalline de l'ocelle médian est constituée de 6 cellules dont 5 forment une couronne autour de la sixième (fig. 5 *b*, *Cc*).

Au fond de la sphère, les corps internes (CI) constituent une plaque basale percée d'un orifice central (*OPb*). La séparation des corps internes est bien marquée. La région périphérique de la plaque basale est épaissie en bourrelet. Vers le centre, au contraire, elle s'amincit et ne devient visible qu'après coloration à la fuchsine d'Altmann.

La sphère cristalline de chaque ocelle latéral est constituée de 9 cellules disposées par rangs de 3 comme chez *Eucalanus elongatus*. La plaque basale très épaissie sur les bords s'amincit au centre (fig. 5 *c*), mais conserve tout de même une épaisseur qui la rend visible avec toutes les colorations.

2. — Cytologie. Les enclaves cellulaires.

Dans l'ocelle médian, les corps internes des cellules périphériques cristallines sont très gros et seul celui de la cellule médiane axiale est réduit à une fine lamelle qui disparaît totalement au centre de la cellule. Cette ouverture dans la plaque basale a un contour circulaire (fig. 5 *b*, *OPb*). D'une manière générale, la substance qui forme les corps internes a tendance à s'accumuler sur les faces latérales des cellules.

Les réactions tinctoriales sont exactement les mêmes que celles déjà observées dans les ocelles d'*E. elongatus* : affinités pour la fuchsine acide dans certaines conditions ; pour l'orange G du mélange de Mallory ; éosinophilie après le mélange de Prenant ; coloration violette après l'hématoxyline de Mallory.

Il faut ajouter que la plaque basale présente une symétrie bilatérale qui se traduit, pour le corps interne de la cellule antérieure par un sillon antéro-postérieur axial (fig. 5 b).

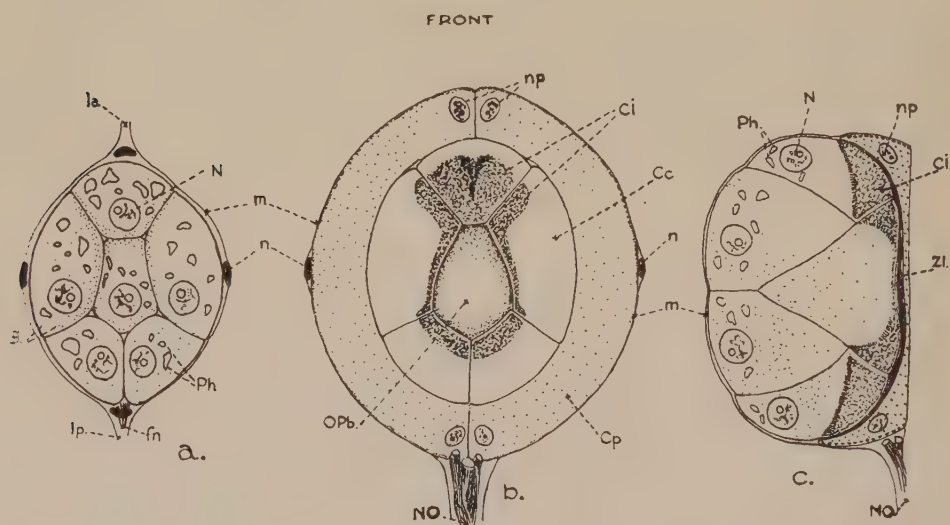


FIG. 5. — Œil de *Candacia oethiopica* : a) vue ventrale de la sphère cristalline de l'ocelle médian. b) vue ventrale au niveau des corps internes. c) coupe sagittale de l'ocelle latéral droit. Même légende que précédemment. *E* : épaissement chitineux ; *g* : granulations fuchsinophiles ; *la* : ligament hypodermique antérieur ; *lp* : ligament postérieur.

Dans les ocelles latéraux, la plaque basale est ovalaire avec des épaissements périphériques mais ne présente pas d'ouverture centrale (fig. 5 c).

Quel que soit l'ocelle, les phaosomes (*Ph*) se trouvent dans la région superficielle supérieure des cellules cristallines, à proximité du noyau. Ils sont en forme de bâtonnets, sphérules, quelquefois irréguliers, mais n'apparaissent jamais en spicules. Leurs affinités tinctoriales sont très précises : coloration en rouge après la fuchsine de Mallory et après la fuchsine d'Altmann à condition que la fixation préalable soit osmiée. Ils ne se colorent jamais par l'hématoxyline de Mallory et demeurent gris rose très pâle après l'hématoxyline ferrique Prenant.

Le chondriome, sous la forme de chondriomites et mitochondries, est réparti dans tout le cytoplasme des cellules cristallines avec une concentration beaucoup plus importante au milieu de la cellule. Il se raréfie vers le corps interne et disparaît complètement à proximité de celui-ci.

3. — Les cellules pigmentaires (fig. 5 *b*, 5 *c-Cp*. — Photo 1).

Elles forment une coupe qui enchâsse la sphère cristalline. Au nombre de 4, elles ont leurs noyaux disposés en deux paires symétriques par rapport au plan longitudinal de la coupe (fig. 5 *b*, *np*). Ce sont des noyaux légèrement aplatis, nucléolés, pauvres en chromatine.

Le pigment des sphérules lipidiques est un caroténoïde, ou un mélange de caroténoïdes, et la région superficielle externe des cellules est différenciée en un pavage régulier de caroténoïdes protides bleus, visibles sur le vivant. Après fixation au formol et postchromisation, les sphérules lipidiques ont été particulièrement bien mises en évidence par l'hématoxyline de Kulschitzky.

Le cytoplasme très granuleux, contient un chondriome, également réparti, sous forme de mitochondries.

4. — La couche lamellaire (fig. 5 *c*, *Zl*).

On la retrouve sur une faible épaisseur, entre les éléments pigmentaires et la sphère cristalline.

5. — Les membranes et les appareils dioptriques (fig. 5 *a*, *b*, *c*).

Chaque ocelle est entouré d'une membrane formée par l'enveloppe du nerf optique elle-même dérivée de la membrane du cerveau. Chaque ocelle est ainsi enfermé dans une petite logette remplie d'un liquide acidophile.

Sous l'ocelle ventral, l'hypoderme forme une seconde membrane (fig. 6, *Hy* et *m*) qui recouvre une partie de la sphère cristalline et retient l'organe par toute sa périphérie. On ne peut discerner dans quelle mesure cette membrane d'origine hypodermique contribue à former la logette de l'ocelle. Au centre de la face externe de la sphère cristalline de l'ocelle médian, l'hypoderme a sécrété un petit épaissement chitineux, difficilement visible sur le vivant, mais très net sur les coupes (fig. 6, *E*).

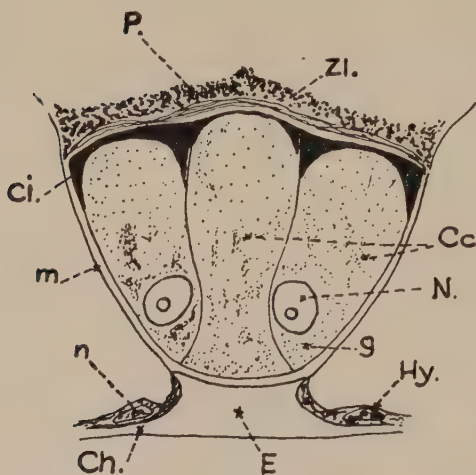


FIG. 6. — Coupe frontale de l'ocelle médian de *C. oethiopica* au niveau de l'épaississement chitineux cuticulaire. Même légende que pour les figures précédentes ; Hy : hypoderme ; m : enveloppe de l'ocelle ; P : pigment.

6. — Innervation.

Un gros tronc nerveux part d'un massif ganglionnaire situé entre les deux ganglions cérébroïdes de l'animal. Près de l'œil il émet deux rameaux qui vont aller innerver la région frontale du Copépode. Le nerf optique pénètre par la face postérieure de l'œil et se divise en 3 groupes de fibres destinées aux 3 ocelles. Chaque faisceau se sépare en 3 sous-groupes dont l'un pénètre par la face postérieure, un second selon l'axe antéro-postérieur, le troisième par la face antérieure de l'ocelle. Il n'y a donc pas de différence sensible entre l'innervation de l'œil d'*E. elongatus* et celle de l'œil de *C. æthiopica*. Il y a une fibre nerveuse par cellule cristalline. 9 fibres sont destinées à chacun des ocelles latéraux et 6 fibres à l'ocelle médian.

Chaque fibre pénètre par la région antérieure de la cellule et son parcours est absolument semblable à celui que nous avons observé dans les cellules de l'ocelle d'*Eucalanus*, de même que les terminaisons neurofibrillaires.

C. — *Tisbe (Idya) furcata* Baird et *Tigriopus fulvus* Fischer.

Ce sont deux Harpacticides que l'on trouve en très grand nombre tout le long du littoral algérien.

Ces deux Copépodes possèdent un œil du type nauplien. Il se trouve très en avant dans la tête, légèrement rejeté vers la face dorsale. L'ocelle médian (fig. 7 *a* et 7 *b*) est appliqué contre la cuticule du front et les ocelles latéraux reposent leur face postérieure contre le cerveau (fig. 8). On remarque que l'ocelle impair n'a pas une position ventrale comme chez les Copépodes pélagiques, et que les 3 ocelles sont approximativement situés dans un même plan horizontal. Cette disposition n'existe pas pour l'œil nauplien à la naissance (fig. 7 *c*) et aux stades métanaupliens ; mais apparaît au premier stade copépodite. Il faut cependant

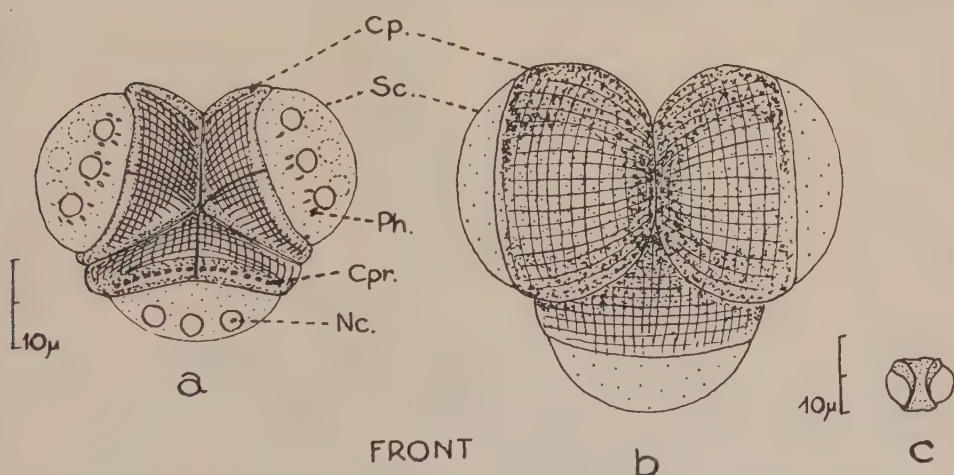


FIG. 7. — Yeux d'*Harpacticides* vus sur le vivant. *a*) œil de *Tigriopus fulvus*. *b*) œil de *Tisbe (Idya) furcata* adulte. *c*) œil du nauplius à la naissance de *T. furcata* (vue dorsale). *Cpr* : caroténoïdes protides ; *Sc* : sphère cristalline.

considérer l'œil des harpacticides comme semblable aux yeux naupliens déjà décrits.

Chaque ocelle subsphérique est composé de la coupe pigmentaire (fig. 7 *a*, *b*, *c*. *Cp*) dans laquelle on reconnaît les caroténoïdes, et les caroténoïdes protides (*Cpr*) en surface. La coupe hémisphérique est composée de 2 cellules dont les noyaux petits et légèrement aplatis se trouvent au centre.

Enchâssée par la coupe pigmentaire, la sphère cristalline se compose de 6 cellules disposées en couronne. Dans la région superficielle des cellules, les noyaux (fig. 7 *a*, *Nc*) bien visibles sur le vivant sont très régulièrement disposés en cercle. Ils sont assez volumineux, nucléolés, peu chromophiles. Au fond de chaque cellule on voit un corps interne

dont la surface est très convexe. Les corps internes sont bien séparés et ne forment pas de plaque basale.

La pénétration du nerf optique s'effectue comme pour les ocelles d'*E. elongatus* et *C. æthiopica*.

Au centre de chaque cellule se trouve un appareil peu visible sur le vivant qui se colore en jaune après le Mallory. Cet appareil est entouré de quelques corps lenticulaires verticaux qui, très réfringents sur le

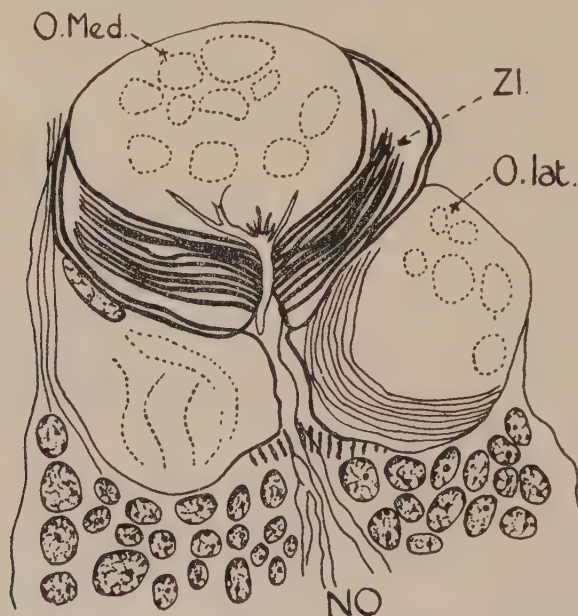


FIG. 8. — Coupe montrant les 3 ocelles de *T. furcata* (d'après LWOFF) remarquer la zone lamellaire et la pénétration au centre de l'ocelle impair d'un groupe de fibres nerveuses.

vivant, se colorent en rouge après la triple coloration. Ces corpuscules se teignent en gris rosé après l'hématoxyline suivie de Prenant, et très souvent s'auroient d'un anneau clair. D'après nos observations, la région centrale peut s'interpréter comme une sphère cytoplasmique hyaline, presque vacuolaire, et les corps qui l'entourent sont des phaosomes.

Les corps internes ont une surface frangée. Les fibres nerveuses pénètrent dans les cellules par la face latérale supérieure et se ramifient en fibrilles nombreuses. Certaines entourent le noyau, se divisent et envoient des filets à proximité des phaosomes, tandis que la majeure partie s'étale et pénètre dans le corps interne.

On retrouve entre la sphère cristalline et la coupe pigmentaire la zone lamellaire. Cette zone, LWOFF l'avait bien vu, prend naissance autour des ouvertures qui laissent pénétrer les fibres du nerf optique (fig. 8, Zl).

Chez les Harpacticides, le nerf optique issu de la région antérieure du cerveau est très court. Il en part 2 nerfs rostraux qui passent au-dessus des ocelles latéraux.

D. — *Remarques complémentaires sur les yeux naupliens.*

1. — *Pleuromamma abdominalis* Lubbock.

L'œil nauplien de ce Copépode pélagique est en tout point comparable à ceux déjà décrits. Il faut cependant signaler que le corps interne des cellules cristallines est entièrement strié verticalement. On ne distingue pas dans ce cas une couche superficielle frangée d'une région profonde homogène.

2. — *Diaptomus cyanoëus* Gurney (photo 1).

D. cyanoëus est un Copépode Temorina, famille des *Diaptomidae*, genre *Diaptomus* (sensu stricto) très commun dans les eaux stagnantes.

L'étude de l'œil n'apporte aucun élément nouveau mais confirme la présence d'un ganglion optique situé entre les ganglions cérébroïdes.

3. — *Megacyclops gigas* Claus (fig. 9 et 10).

M. gigas est un Copépode cyclopide très commun dans les eaux douces permanentes et les marais d'Afrique du Nord. Son œil nauplien à 3 ocelles présente des particularités importantes.

a. — LES CELLULES DE LA SPHÈRE CRISTALLINE.

On retrouve les mêmes caractères, mais les phaosomes (*Ph*) selon la position de la cellule dans l'ocelle peuvent être très différents. Il faut signaler aussi que les cellules postérieures possèdent une vacuole (*Vac*) située dans les 2/3 supérieurs de leur corps.

Le cytoplasme de la région supérieure périphérique des cellules est très fuchsinophile (*Cf*) et l'on peut y voir des granules isolés ou groupés,

rouge vitreux. Lorsqu'il y a une vacuole, de très nombreux granules et plaquettes s'assemblent autour de la membrane de celle-ci. Ces granulations, plaquettes ou sphérules représentent les phaosomes (*Ph*).

Dans une cellule axiale médiane, et cela pour chaque ocelle, un phaosome énorme (fig. 9 *a* et 9 *b*, *Ph*) occupe la presque totalité des 2/3 supérieurs de la cellule. De ce fait le noyau et le cytoplasme sont rejetés laté-

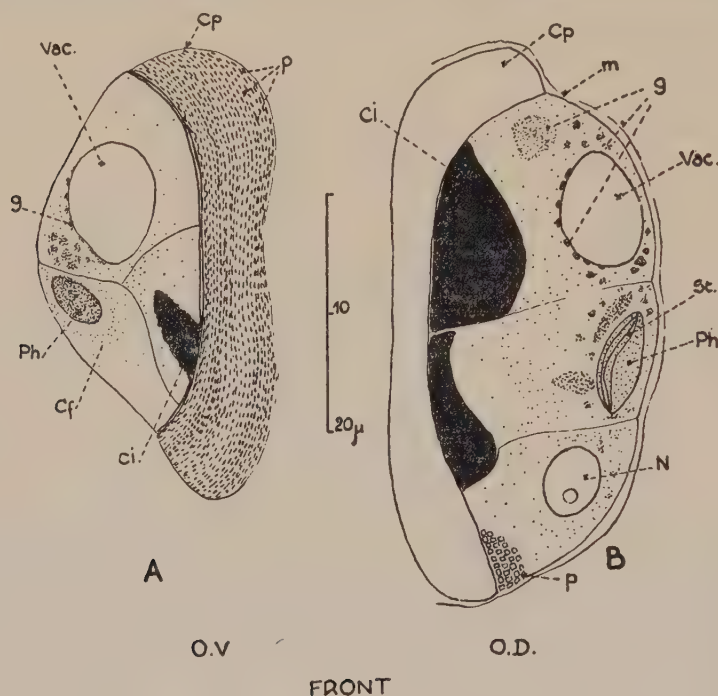


FIG. 9. — Œil de *Megacyclops gigas* (coupes longitudinales). O.V. : ocelle central. O.D. : ocelle latéral ; *Oj* : cytoplasme fuchsinophile ; *P* : plaquettes de caroténoïdes-protides et de mélanines ; *St* : strates ; *Vac* : vacuoles. Mêmes légendes que pour les figures précédentes.

ralement. Le phaosome est quelquefois tellement volumineux qu'il arrive presque en contact avec le corps interne ; il est généralement entouré d'un grand nombre de granules fuchsinophiles.

Ce gros phaosome se présente sous la forme d'un ruban spiralé (fig. 10) horizontalement pour les ocelles latéraux. Des coupes transversales et longitudinales montrent des sections lenticulaires stratifiées (fig. 9 *b*, *St*). Ces stratifications ne se retrouvent pas dans le gros phaosome antérieur de l'ocelle médian (fig. 9 *a*, *Ph*), et les coupes montrent une section homogène circulaire ou ovoïde, entourée d'un cytoplasme granuleux fuchsinophile.

b. — LES CELLULES DE LA COUPE PIGMENTAIRE.

Elles sont au nombre de 2 par coupe (fig. 9 a et b, *Cp*). Sur le vivant elles ont une couleur vert sombre avec des reflets rougeâtres. Après écrasement, on peut séparer des sphérules pigmentées par des caroténoïdes, de plaquettes vertes (fig. 9 a, *P*) pigmentées par des caroténoïdes protides et des mélanines. Les mélanines se trouvent peut-être à l'état de pro-pigment orange pâle, qui résiste à tous les solvants organiques,

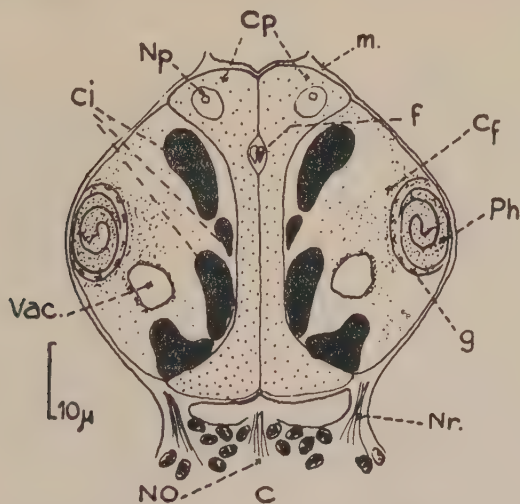


FIG. 10. — Vue dorsale, en coupe, de l'œil de *M. gigas*. Même légende ; C : région médiane antérieure du cerveau ; *Np* : noyau de cellule pigmentaire ; *Nr* : nerf rostral.

aux agents physiques, et seuls l'eau de brome, l'hypochlorite et l'acide chromique l'ont décoloré. Alors que dans les yeux des autres espèces, le pavage de caroténoïdes-protides n'existe que dans la région superficielle de la cellule pigmentaire, chez *M. gigas*, tout le cytoplasme contient ces plaquettes superposées, comprimées les unes sur les autres à la manière d'écailles (fig. 9 a, *Cp*, *P*). On les retrouve parfaitement dans les préparations permanentes. Les caroténoïdes sont localisés entre les plaquettes en quantité relativement faible.

4. — Les métanauplius d'*Artemia salina* Leach (fig. 11).

Artemia salina est un Phyllopode Branchiopode qui possède un œil médian du type nauplien, et une paire d'yeux composés latéraux. Il est

très facile d'obtenir les œufs et de les faire éclore. Le nauplius qui en sort est assez grand (0,5 mm), facile à élever en eau saumâtre. L'œil médian est déjà formé, suffisamment gros pour permettre des observations sur le vivant et des coupes.

Au premier stade (fig. II/1) la coupe pigmentaire (*P*) contient surtout des caroténoïdes mêlés à quelques grains de mélanines oranges. Dans

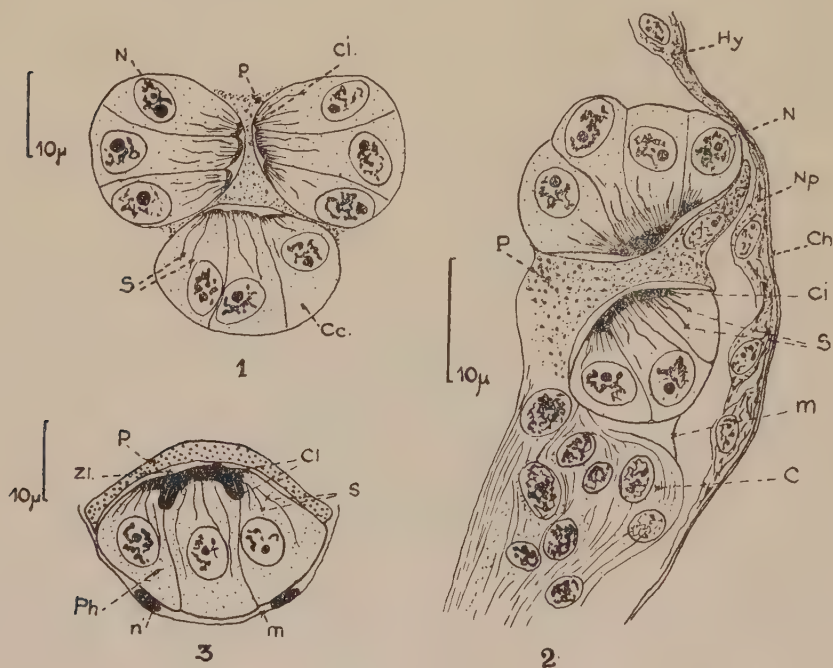


FIG. 11. — Œil de métanauplius d'*Artemia salina*. 1) coupe frontale de l'œil du premier nauplius. 2) coupe sagittale de l'œil du deuxième métanauplius. 3) coupe frontale de l'ocelle médian du troisième métanauplius. Même légende que précédemment ; *C* : plaque nerveuse impaire ; *S* : stries cytoplasmiques et neurofibrilles.

les cellules de la sphère cristalline, le corps interne (*CI*) est pratiquement inexistant. Le cytoplasme est faiblement strié par quelques neurofibrilles qui arrivent au fond de la cellule (fig. II/1 *S*). Pendant les stades suivants (fig. II/2 et /3) l'épaisseur du corps interne et le nombre de neurofibrilles augmente. Le corps interne s'accroît par l'allongement de franges et l'accumulation de substance lipidique autour des fibrilles. Cette substance tapisse le fond de la cellule et les faces latérales. Au 4^e stade métanauplien (fig. II/3) le corps interne est épais, et seule sa surface demeure striée.

Dès le stade métanauplien 2, le pigment caroténoïde est progressivement remplacé par des mélanines. Celles-ci d'abord oranges, deviennent marrons, puis brunes. Au 4^e stade métanauplien, les mélanines semblent avoir envahi complètement la cellule pigmentaire et nous n'avons alors plus été en mesure de caractériser les caroténoïdes par des réactions spécifiques.

Dans la région supérieure de la cellule rétinienne, des granules fuchsinophiles se forment puis se groupent en petites masses plus ou moins ovoïdes (II/3, *Ph*). Il y en a très peu. Ces corps représentent les phaosomes.

A la naissance du nauplius, l'œil médian est entouré d'un ectoderme indifférencié qui se prolonge en arrière par un massif de cellules nerveuses. L'ensemble forme un bourgeon ectodermique situé entre les deux ganglions cérébroïdes et un peu en avant et constitue la plaque nerveuse de Grobben. L'hypoderme (*Hy*) est bien différencié et tapisse la chitine frontale. Aux stades suivants (fig. II/2), l'œil va se séparer de la plaque impaire. Cette dernière forme un véritable ganglion optique. Les fibres deviennent visibles. Chacune d'elles pénètre dans une cellule cristalline par la face supérieure. En se séparant de l'œil le massif ganglionnaire laisse autour de chaque ocelle une membrane qui forme une logette ; seule la face ventrale de l'ocelle impair est recouverte d'une membrane d'origine hypodermique dont on ne peut voir les limites exactes.

E. — *Résumé du chapitre et interprétation.*

L'œil nauplien des Copépodes est composé de 3 ocelles juxtaposés par leur face inférieure pigmentée. L'un des ocelles est impair médian, les deux autres sont pairs latéro-dorsaux.

Chaque ocelle comprend une *sphère cristalline* enchâssée dans une *coupe pigmentaire*, et séparée de celle-ci par une *zone lamellaire*.

Un *nerf optique* issu de la région antérieure du cerveau arrive par la face postérieure de l'œil et pénètre entre les 3 ocelles.

1. — **La coupe pigmentaire** (fig. 12, *CP*).

Elle est constituée par deux cellules au moins que nous appelons *cellules pigmentaires*, symétriques, dont le noyau est généralement rejeté vers le pôle antérieur.

Leur cytoplasme granuleux contient des sphérules lipidiques dans lesquelles sont dissous des *caroténoïdes* (*cr*). La région superficielle cytoplasmique est toujours différenciée en un pavage constitué par des *plaquettes de caroténoïdes protides bleus* (*cpr*). Dans certains cas, la différenciation intéresse tout le cytoplasme et l'on voit alors une superposition d'écaillés pigmentées en vert sombre (*M. gigas*) entre lesquelles

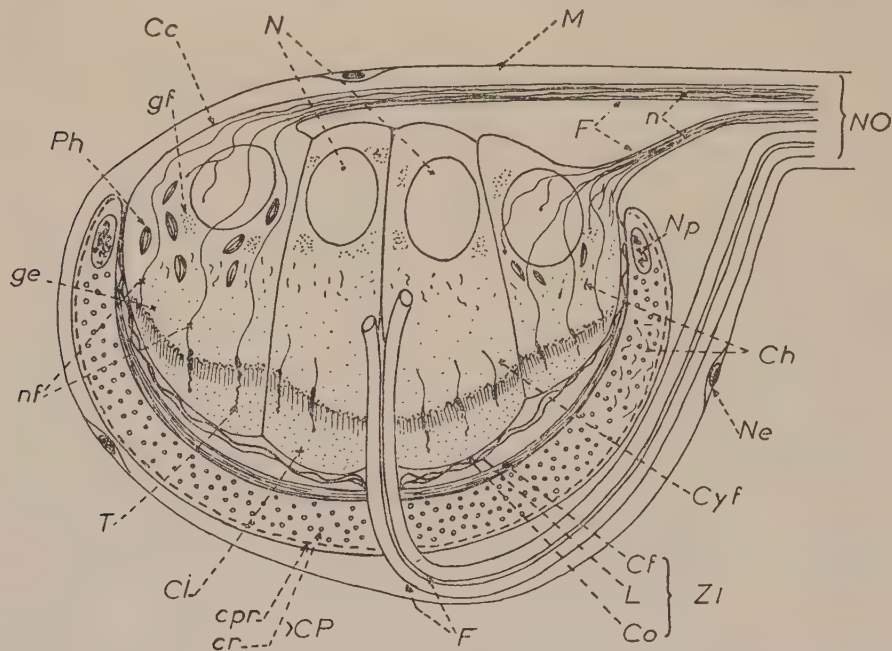


FIG. 12. — Schéma récapitulatif de la morphologie et de la cytologie d'un ocelle nauplien. *Cc* : cellule cristalline ou rétinienne ; *Ch* : chondriome ; *cpr* : caroténoïdes protides ; *cr* : caroténoïdes ; *Cf* : coagulum plus ou moins fibrillaire ; *CI* : corps interne ; *Co* : couche lamellaire osmiophile ; *CP* : cellule pigmentaire ; *Cyf* : cytoplasme fuchsinophobe ; *F* : fibre nerveuse ; *ge* : granulations éosinophiles ; *gf* : granulations fuchsinophiles (élaboration des phaosomes) ; *L* : lamelles ; *M* : enveloppe de l'ocelle et membrane du cerveau ; *n* : névrillemme ; *N* : noyau de cellule rétinienne ; *Ne* : noyau de l'enveloppe ; *NO* : nerf optique ; *nf* : neurofibrilles ; *Np* : noyaux des cellules pigmentaires ; *Ph* : phaosomes ; *T* : terminaisons neurofibrillaires ; *Zl* : zone lamellaire.

on retrouve les caroténoïdes rouges ou orangés. Ces plaquettes contiennent, outre des caroténoïdes protides, des mélanines ou des promélanines. Enfin, dans les cellules pigmentaires de l'œil nauplien d'un Phyllopode (*Artemia salina*), on peut constater qu'au fur et à mesure de l'évolution de la larve, les pigments caroténoïdes sont remplacés par des grains de mélanines. Dans le cas d'*A. salina* on n'observe pas de différenciation particulière comparable aux cubes, pavés, ou plaquettes de caroténoïdes protides.

Le *chondriome* est représenté par des *mitochondries* et des *chondriomites* (*Ch*) répartis dans tout le cytoplasme. Nous pensons, avec LWOFF, qu'ils sont responsables des synthèses des caroténoïdes qui s'effectuent à leur niveau. Ces synthèses commencent déjà avant l'éclosion de la larve.

Par contre, les caroténoïdes protides semblent n'apparaître qu'au stade copépodite. Nous ne pouvons préciser avec certitude le moment exact de leur formation. Ce qui est intéressant, c'est la variation morphologique qu'ils affectent selon les genres. Il en est de même pour les mélanines. La très jeune larve ne synthétise pas ces pigments et ce n'est qu'après un certain nombre de mues qu'elle acquiert cette possibilité. D'autre part, il ne serait pas impossible que les caroténoïdes protides représentent un stade de pré-formation des mélanines. Nous aurions ainsi au début une association caroténoïdes-protides permanente pour certaines espèces (*E. elongatus*, *T. furcata*), puis décomposition des protéines en acides aminés, puis apparition des mélanines. Seul l'œil de *Megacyclops gigas* montrerait les diverses étapes de ce processus et nous pensons que l'étude des nauplius de cette espèce pourrait nous donner des précisions nouvelles sur la mélanogénèse dans les yeux naupliens des Crustacés.

2. — La sphère cristalline.

Elle est constituée d'une seule assise de cellules très particulières que nous appellerons cellules rétinienne dont le noyau est toujours situé dans la région supérieure. Dans cette région se trouvent également les *phaosomes*. Au fond, le *corps interne* reçoit la presque totalité des fibrilles nerveuses qui proviennent de la fibre qui a pénétré par le côté opposé de la cellule. Entre les *phaosomes* et le *corps interne* peut apparaître une sphère de cytoplasme hyalin comparable à une *vacuole*.

La cellule cristalline est donc une *cellule rétinienne*. Les neurofibrilles peuvent envelopper le noyau, émettre des ramifications qui se terminent dans le cytoplasme, quelquefois au niveau des *phaosomes*, mais la majeure partie vient se terminer au fond de la cellule. Cette région riche en terminaisons nerveuses est privilégiée. Elle transmet la plupart des excitations lumineuses. Nous pensons que c'est cette grande activité qui entraîne l'apparition du *corps interne*. En effet, chez les individus très jeunes (nauplius) cet appareil est pratiquement inexistant. Il se forme

au cours des stades post-embryonnaires au fur et à mesure que le nombre des neurofibrilles, et de leurs ramifications, augmente. Il ne prend sa forme et son volume caractéristique qu'aux derniers stades métanaupliens. Il semble cependant que ce volume n'est jamais définitif et continue de s'accroître pendant toute la vie de l'animal.

L'élaboration du produit sécrété pourrait être comprise comme une réaction du cytoplasme au contact des régions extrêmes de la neurofibrille. Il y aurait alors sécrétion des granules éosinophiles que l'on retrouve toujours accumulés à la surface du corps interne, et le long des épaisissements neurofibrillaires (fig. 12, *ge*). Ces granules fuchsinophobes se condenseraient ensuite en zone profonde, en changeant de propriétés tinctoriales, pour former le corps interne proprement dit, fuchsinophile, contenant une forte proportion de lipides non liés. Il semble d'autre part que tout le cytoplasme du tiers inférieur de la cellule participe à cette sécrétion. En effet, après une coloration au Mallory, le cytoplasme de cette région (fig. 12, *Cyf*) se teinte progressivement jusqu'au corps interne jaune vif (coloration due à l'orange G).

Il ne nous est pas possible, actuellement, d'expliquer avec certitude le rôle du corps interne dans la cellule rétinienne. Il est probable qu'il représente, en particulier en surface, un grand centre d'activité nerveuse.

Les deux tiers supérieurs de la cellule sont occupés par un cytoplasme très fuchsinophile contenant outre le noyau, des phaosomes. Ces corps représentent aussi un produit de sécrétion cellulaire. Mais alors que dans la plupart des yeux il est difficile d'expliquer leur formation, nous avons trouvé dans les cellules rétiniennes de *M. gigas* les différentes étapes de leur apparition. Ils constituent une agglomération de fins granules (fig. 12, *gf*) qui se soudent en masses informes, ou en spicules, ou en rubans. Dans certains cas ils demeurent à l'état de corpuscules sans structure particulière. Dans d'autres, ils forment des petits appareils lenticulaires stratifiés. Enfin parfois ils s'hypertrophient. Ils peuvent alors demeurer à l'état de masse amorphe (ocelle médian de *M. gigas*) ou, par juxtaposition de couches successives, former un corps lenticulaire énorme (ocelles latéraux de *M. gigas*). Lorsque la cellule rétinienne présente une vacuole centrale (*T. furcata*, *M. gigas*), des granules et des plaquettes phaosomiens s'accumulent contre sa paroi.

Les phaosomes quelquefois visibles dans l'œil vivant sont très réfringents. Ces corps paraissent avoir dans la cellule un rôle dioptrique. Leur forme, en particulier chez *Megacyclops gigas*, leur forte réfringence,

nous les font concevoir soit comme des appareils réfractants, lorsqu'ils sont sous leur forme la plus primitive (granules, sphérules), soit comme des lentilles très imparfaites dans le cas de *Megacyclops gigas*. Dans les cellules rétinienne à vacuole leur rôle serait réfractant, la vacuole, ou la sphère du cytoplasme hyalin, peuvent être comparées à une lentille cristallinienne.

Enfin le chondriome de la cellule rétinienne est réparti dans tout le cytoplasme, mais il se raréfie et disparaît complètement à proximité du corps interne. Les régions de plus grande densité sont les 2/3 supérieurs de la cellule.

3. — La couche lamellaire (fig. 12, Zl).

Cette couche, nous l'avons vu, est située entre les cellules rétiniennes et les cellules pigmentaires. Elle est en grande partie constituée par le névrilemme des fibres nerveuses, et celui-ci contribue à lui donner l'aspect lamellaire. Mais, si le névrilemme confère des propriétés réductrices, il ne semble pas être seul à provoquer l'osmiophilie de la région en contact avec les cellules rétiniennes. Il y aurait entre celles-ci et les lamelles une zone amorphe, réductrice, qui pourrait être une exudat des cellules cristallines.

Entre les lamelles et la coupe pigmentaire, apparaît un coagulum. Cette région très peu osmiophile semble constituée par un liquide protéique, non réducteur, qui pourrait avoir son origine dans les cellules de la coupe pigmentaire.

La couche lamellaire a été considérée par beaucoup d'auteurs comme un réflecteur. Il est possible que la structure lamellaire et la forme concave permettent la réflexion et la concentration des rayons lumineux, mais cette couche a certainement un rôle plus complexe dans la physiologie de l'ocelle, et en aucun cas elle ne doit être homologuée, contrairement à ce que pense LWOFF, au rhabdome des ommatidies d'yeux composés.

4. — L'innervation de l'œil nauplien. Ses annexes.

Chaque ocelle reçoit 3 faisceaux de fibres nerveuses qui pénètrent par la face inférieure selon l'axe antéro-postérieur. Cette distribution se retrouve dans tous les ocelles examinés.

La membrane du cerveau se continue autour du nerf optique puis se sépare en 3 enveloppes : une pour chaque ocelle qui sera ainsi isolé dans une petite logette. Entre la membrane qui constitue la vésicule ocellaire et l'ocelle se trouve un liquide hyalin très fuchsinophile qui baigne les éléments rétinien. En outre, cette séparation des 3 éléments de l'œil indique pour chacun une certaine autonomie.

L'hypoderme au contact de la face cristalline de l'ocelle médian développe une membrane, dont on ne distingue pas les limites exactes, qui retient l'ocelle à la face ventrale, ou frontale, du Copépode. D'autre part, l'hypoderme peut sécréter au niveau de l'ocelle médian un épaissement chitineux (*Candacia aethiopica*) qui a une fonction dioptrique. Cette formation strictement hypodermique apparaît aux derniers stades copépodites. Elle est due, probablement, à une induction de l'hypoderme par la rétine de l'ocelle médian.

Les appareils qui maintiennent ou suspendent l'œil sont :

- 1) le nerf optique qui, plus ou moins soudé à l'hypoderme ventral, retient l'œil par sa face postérieure médiane.
- 2) les nerfs rostraux qui passent respectivement sur les ocelles latéraux droits et gauche.
- 3) les deux ligaments latéraux rattachés par leur extrémité antérieure à l'hypoderme ventral, et dont l'origine est l'enveloppe des ocelles latéraux.

5. — Discussion.

Dans l'ocelle nauplien, les cellules rétiniennes sont contenues dans une cupule d'éléments pigmentaires et l'ensemble constitue l'appareil sensible photo-récepteur.

Il est difficile de préciser le rôle des différentes parties de cet appareil. Cependant il nous est possible de dire que l'élément rétinien est le siège de réactions physico-chimiques importantes dont la conséquence visible est le corps interne. Nous pensons que cette sécrétion est en rapport avec la présence de neurofibrilles et de leurs terminaisons. Cette hypothèse se confirme lorsque l'on examine l'œil du nauplius d'*Artemia salina*. En effet, à la naissance de la larve, les cellules rétiniennes des ocelles sont pratiquement dépourvues de corps interne et l'on constate que le nombre de neurofibrilles est réduit à une ou deux par cellule.

Ce n'est que pendant les stades suivants que l'on verra s'accumuler la substance qui constitue le corps interne et que l'on constatera la multiplication des neurofibrilles.

Quelques neurofibrilles peuvent se terminer à différents niveaux dans la cellule et souvent à proximité des phaosomes. Ce fait, estime ESTERLY, confirme l'importance de ces corpuscules dans la transformation de l'énergie lumineuse en influx nerveux. Cette conclusion est discutable. Selon nous, les phaosomes sont des corpuscules réfractants qui se forment dans la partie supérieure de la cellule. Il est probable qu'ils constituent des appareils dioptriques intracellulaires dont le rôle pourrait être :

— soit de provoquer des concentrations lumineuses à la manière d'un condenseur optique,

— soit de décomposer le spectre lumineux, comme le ferait un prisme.

Cette fonction dioptrique prend toute sa valeur lorsque les phaosomes sont hypertrophiés comme par exemple chez *Megacyclops gigas*. Lorsque la cellule contient une vacuole, les phaosomes se groupent autour d'elle (*Tisbe furcata*, *Megacyclops gigas*) sous la forme de petites sphérules ou de plaquettes.

La fibre nerveuse entre dans la cellule rétinienne par sa face supérieure ou latérale, de telle sorte que les neurofibrilles dirigent, presque toutes, leur extrémité terminale vers le fond de la cellule. C'est la seule raison qui permette de considérer l'ocelle comme inversé. L'entrée de la fibre ne semble pas être une condition importante. Toute la cellule participe à la transformation de l'excitation lumineuse.

Enfin, l'ocelle ainsi construit ne peut donner aucune image. Il ne peut que transmettre des degrés d'intensité lumineuse. Et cela même lorsque le phaosome s'hypertrophie.

Dans certains cas l'œil induit l'hypoderme qui lui fait face et celui-ci, par hypersécrétion de chitine provoque l'apparition d'un épaississement comparable aux cornéules d'ommatidies (*Candacia aethiopica*).

Ces différentes formes d'œil nauplien permettent de montrer différentes étapes évolutives : à partir de la forme initiale du type *Eucalanus elongatus* nous remarquons deux tendances morphologiques : d'une part les formes demeurant simples mais avec formation d'appareils dioptriques cuticulaires (*C. aethiopica*), d'autre part des formes simples mais avec formation d'appareils dioptriques intra-cellulaires importants

(*M. gigas*). Dans l'une et l'autre branche des vacuoles peuvent exister dans les cellules rétiniennes.

Quelle est l'origine de l'œil ? La plupart des auteurs accordent à l'œil nauplien une origine sub-épithéliale. ESTERLY pense que seuls les ocelles pairs ont une origine sub-épithéliale alors que l'ocelle médian représente un épaissement hypodermique. ESTERLY base ses conclusions sur le fait que l'ocelle ventral se continue sur ses bords par le tissu hypodermique. Or, nos observations montrent que l'hypoderme ne forme qu'une membrane latéro-ventrale qui se prolonge dorsalement par l'enveloppe étalée du nerf optique, laquelle provient du cerveau.

D'autre part, chez *Artemia salina*, l'ocelle médian est, au premier stade post-embryonnaire, soudé à la plaque nerveuse impaire qui constitue la commissure des ganglions cérébroïdes. Il est appliqué contre l'hypoderme frontal, bien différencié, et isolé de celui-ci par l'enveloppe de la commissure procérébrale. Ce n'est que secondairement que la soudure entre l'ocelle médian et l'hypoderme s'effectuera. Nous croyons qu'il ne faut pas considérer l'œil comme dérivant d'un tissu subépithélial ou hypodermique mais d'un bourgeon ectodermique trilobé situé entre les deux ganglions cérébroïdes. Ce bourgeon proviendrait de la plaque nerveuse impaire signalée chez l'embryon de nombreux Crustacés, en particulier chez *Moïna* en 1879 par GROBBEN, chez *Daphnella* par SOMASSA, chez *Polyphaemus* par PEDASCHENKO.

Cette commissure intercérébrale constitue chez la larve à ses derniers stades et chez l'adulte une région particulière qui a tous les caractères d'un ganglion optique, et se retrouve chez tous les Copépodes que nous avons étudiés.

CHAPITRE II.

LES COMPLEXES OCULAIRES

Dans beaucoup d'autres genres de Copépodes, l'œil nauplien n'existe pas chez l'adulte. Un organe complexe, parfois très volumineux, le remplace dans la région antérieure de l'animal. Cet organe n'a que de très lointaines similitudes morphologiques avec l'œil larvaire. C'est au cours

des stades postembryonnaires, et généralement entre le dernier stade métanauplien et le premier stade Copépodite, que se produit la métamorphose. Le nouvel œil sera soit définitivement formé, soit encore primitif, et il terminera alors sa métamorphose pendant les derniers stades larvaires.

La forme définitive de l'œil peut être caractéristique d'une famille, d'un genre, quelquefois d'une espèce et même d'un sexe du Copépode. De ce fait elle peut devenir une indication systématique intéressante.

Après avoir étudié un très grand nombre de genres et d'espèces, nous avons constaté que les complexes oculaires pouvaient se rattacher à l'un des cinq groupes types que nous décrivons dans ce chapitre. Ce sont :

A — Les yeux des *Sapphirinidae* avec les genres *Sapphirina* Thompson, — *Copilia* Dana.

A' — Les yeux des *Corycoeidae* avec le genre *Corycoeus* Dana.

B — Les yeux des *Centropagidae* avec le genre *Centropages* Kroyer.

C — Les yeux des Copépodes parasites avec les familles :

— *Caligidae*, qui comprend les sous-familles *Caliginae*, *Pandarinae*, et *Lernaeidae*.

D — Les yeux des *Pontellidae* avec les genres *Pontellopsis* Brady ; *Anomalocera* Templeton ; *Labidocera* Lubbock.

E — Les yeux du genre *Cephalophanes*.

A. — Les yeux des *Sapphirinidae* et des *Corycoeidae*.

La famille des *Sapphirinidae* groupe les genres *Sapphirina* Thompson, *Vettoria* (Corina) Giesbrecht, très proche des Sapphirines, et *Copilia* Dana.

La famille des *Corycoeidae* ne comprend que le genre *Corycoeus* Dana avec de nombreux sous-genres.

Tous ces Copépodes sont pélagiques et sont représentés par un très grand nombre d'espèces dans la région algérienne de la Méditerranée.

1. — Les yeux des Sapphirines.

Ils sont constitués par deux appareils optiques de fort grande taille (fig. 13), dont la structure générale peut être aisément observée sur le

vivant. Chacun d'eux (*OI*) est formé d'une lentille cuticulaire ronde située sur le front (*Lf*) d'où part vers l'arrière un cône transparent (*Ct*), membraneux, ouvert latéralement vers le côté externe. Le sommet aboutit à une sphérule plus ou moins ovoïde (*Cr*) très réfringente, que l'on peut homologuer à un cristallin, lequel est prolongé par un épais

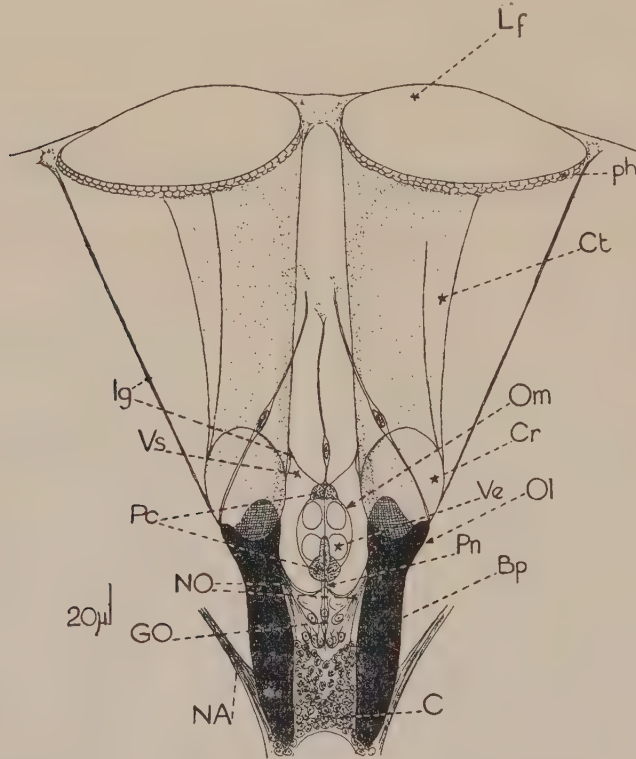


FIG. 13. — Complexe oculaire de *Sapphirina maculosa*. *Bp* : bâtonnet pigmenté; *C* : cerveau; *Cr* : cristallin; *Ct* : cône transparent; *GO* : ganglion optique; *lg* : ligament; *Lf* : lentille frontale; *NA* : nerf antennaire; *NO* : nerf optique; *Ol* : ocelle latéral; *Om* : ocelle médian; *ph* : pavage hypodermique; *Pc* : pôles à caroténoïdes; *Pn* : pédoncule de l'ocelle médian; *Ve* : vacuole.

bâtonnet (*Bp*) jaune, orange ou noir, selon l'espèce et dont la face latérale interne, immédiatement après le cristallin reçoit un groupe de nerfs (*NO*) qui proviennent de la région antérieure du cerveau (*C*). Ces deux ocelles sont dans un même plan horizontal et leur axe est légèrement dirigé vers le bas, en avant du Copépode.

Entre les appareils latéraux, à un niveau un peu inférieur, se trouve un organe beaucoup plus petit (*Om*) relié au cerveau par un court pédon-

cule nerveux (*Pn*). C'est l'ocelle médian impair. Ses pôles sont vivement colorés en rose ou en rouge avec des reflets bleus (*Pc*).

Ces yeux se retrouvent chez toutes les Sapphirines, mais nous les avons plus particulièrement étudiés chez *Sapphirina maculosa* Giesbrecht.

a. — DESCRIPTION DE L'OCELLE MÉDIAN (fig. 14, photo 2).

Sur le vivant, vu par la face dorsale, à un faible grossissement, il apparaît comme un organe ovoïde, allongé d'arrière en avant, et relié

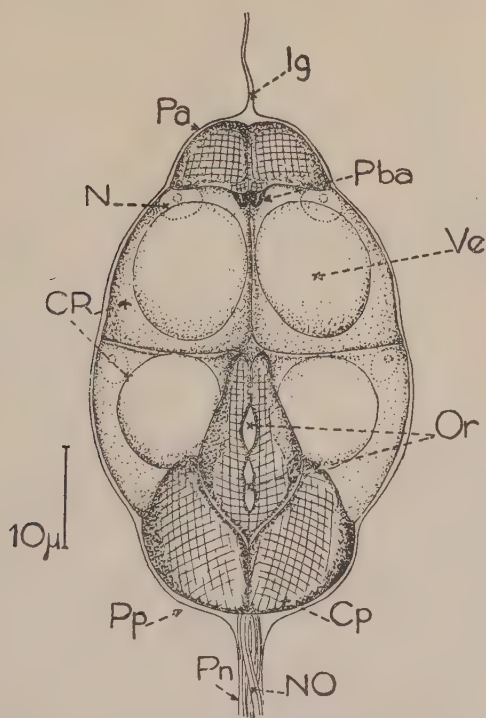


FIG. 14. — Ocelle médian de *S. maculosa* (vue dorsale sur le vivant). *Cp* : coupe pigmentaire ; *CR* : cellules rétiniennes ; *lg* : ligament ; *N* : noyau rétinien ; *NO* : nerf optique ; *Or* : orifices de pénétration des fibres nerveuses ; *Pa* : pôle antérieur pigmenté ; *Pba* : plaque basale antérieure ; *Pp* : pôle postérieur pigmenté ; *Ve* : vacuole.

au cerveau par un petit pédoncule (*Pn*). Il mesure en moyenne 50 μ de long sur 35 de large et 35 de haut.

Il se trouve au-dessous d'une cloison verticale qui sépare deux vésicules claires ovoïdes, gonflées, contiguës sur la ligne médiane (fig. 13, *Vs*) et qui, en avant, se terminent en pointe. Chacune est maintenue par un

ligament (*lg*) relié à la face ventrale de l'animal, à mi-distance du front et de la lèvre supérieure de la bouche. Sur les côtés, les vésicules s'appuient sur les ocelles latéraux ; en arrière, elles reposent sur la membrane dorsale antérieure du cerveau. L'ocelle médian paraît ainsi suspendu sous la cloison inter-vésiculaire (fig. 14 *bis*).

Quatre grosses sphères transparentes (fig. 14, *Ve*) disposées en deux paires successives, occupent la région centrale de l'ocelle. Les pôles

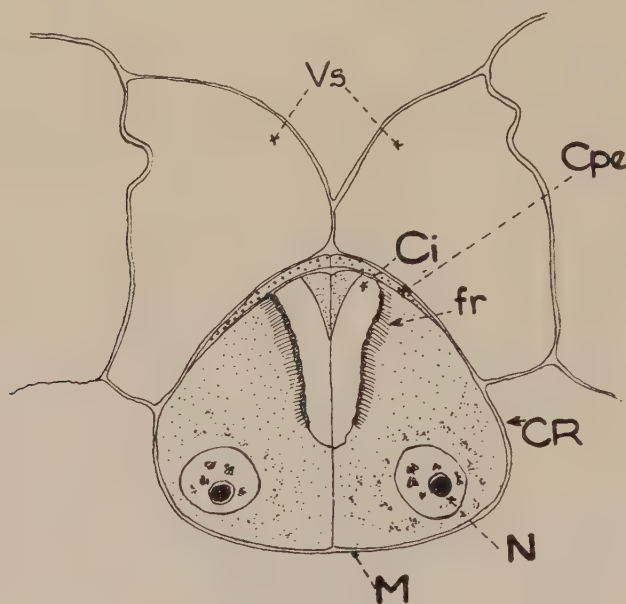


FIG. 14 *bis*. — Coupe transverse de l'ocelle médian de *S. maculosa* au niveau des corps internes antérieurs.
Ci : corps internes ; *Cpe* : coupe pigmentaire ; *CR* : cellules rétiniennes ; *fr* : bordure frangée ; *M* : membrane ocellaire ; *N* : noyau de cellule rétinienne ; *Va* : vésicules.

antérieur et postérieur, sont colorés en rouge orangé avec une couche externe plus foncée à reflets bleus (*Pa* et *Pp*). Un ligament part de la face inférieure du pôle antérieur et va se fixer entre les points d'insertion des ligaments des vésicules, sur la face ventrale du Copépode (*lg*).

A un plus fort grossissement, on voit que les sphères sont d'énormes vacuoles qui appartiennent à 4 cellules rétiniennes (*CR*) disposées par paires. Ce sont de grosses cellules dont les noyaux (*N*) sont rejetés latéralement sous les vacuoles. Le cytoplasme granuleux contient dans la région ventrale des petites plaquettes et des corpuscules de grande réfringence.

La structure des pôles est complexe. Le pôle antérieur est une calotte bleu marine, prolongée en arrière par une plaque rouge orangée. Il est partagé symétriquement par un sillon axial.

Le pôle postérieur, du côté du cerveau, est une calotte constituée par deux plages symétriques qui s'étendent jusqu'au milieu de la face dorsale de l'ocèle, et par deux massifs latéraux qui recouvrent une faible partie de la face inférieure du pôle. Il est coloré en rouge, mais en surface on remarque la juxtaposition de très nombreuses plaquettes carrées de couleur bleu-azur. Entre les deux plages pigmentées postérieures de la face dorsale, se trouvent deux orifices allongés (*Or*) qui font une tache claire sur la ligne médio-dorsale. La forme générale de toute cette région rappelle l'aspect d'une fleur de tulipe presque fermée.

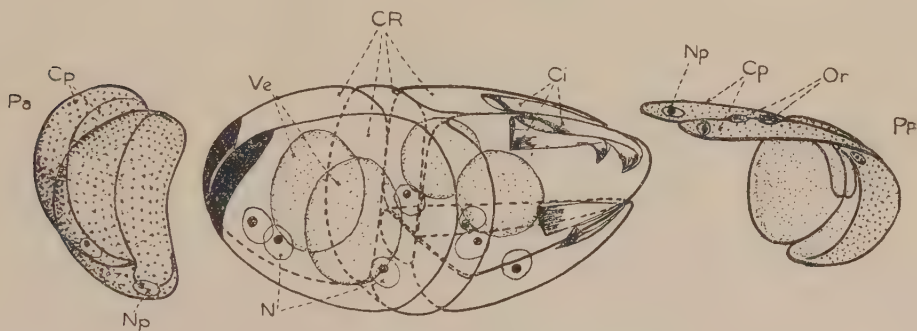


FIG. 15. — Perspective cavalière de l'ocèle médian de *S. maculosa*. *Ci* : corps internes ; *Cp* : Coupe pigmentaire ; *CR* : cellules rétinienne ; *N* : noyau de cellule rétinienne ; *Np* : noyau de cellule pigmentaire ; *Or* : orifices de pénétration des fibres nerveuses ; *Pa-Pp* : pôles antérieur et postérieur ; *Ve* : vacuoles.

Les préparations permanentes, et les coupes, permettent de voir que l'ocèle est formé de 6 cellules rétinienne (fig. 15, *CR*) disposées en 3 paires successives dont les éléments sont symétriques par rapport au plan vertical médian. Au centre se trouve une septième cellule, impaire, dont seule la face ventrale est visible extérieurement.

Les cellules rétinienne sont séparées les unes des autres par leur membrane. Le noyau est toujours rejeté dans la région ventrale (*N*), de chaque cellule et latéralement. Il est volumineux ($8\mu \times 6$), peu chromatique, pourvu d'un gros nucléole auréolé d'une zone claire. Le cytoplasme autour du noyau est très dense, granuleux très chromophile.

Seules les deux premières paires de cellules rétinienne possèdent une grosse vacuole permanente, sphérique, qui contient un liquide hyalin coagulable par les agents fixateurs. Il arrive que les cellules de

la paire postérieure montrent au milieu d'un cytoplasme dense une petite sphère de cytoplasme hyalin, de même que la cellule impaire, sans pour cela qu'une vacuole soit parfaitement individualisée (*Ve*).

Autour du noyau, contre les vacuoles et la membrane ventrale des cellules, on remarque des granules et des petites plaquettes colorables par la fuchsine d'Altmann et du mélange de Mallory (fig. 17, *Ph*). Les

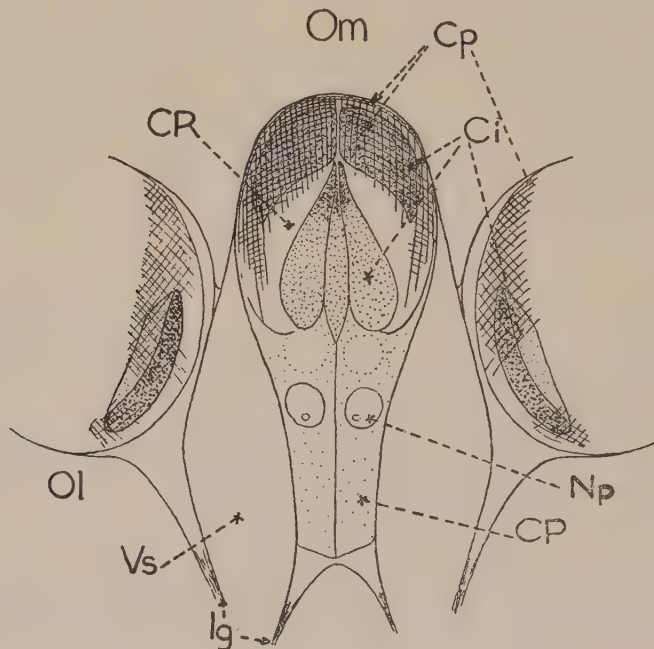


FIG. 16. — Coupe tangentielle des yeux de *Sapphirina* (coloration selon ALTMANN). *Ci*, *Cp*, *CR*, *CP*, *Np* : (voir légende de la figure 15. *CP* : cellule pigmentaire ; *Ol* : ocellé latéral ; *Om* : ocellé médian ; *Vs* : vésicule.

granules se rassemblent parfois en petites masses plus ou moins ovoïdes, très réfringentes sur l'animal vivant, ou en spicules. Leurs affinités tinctoriales et leur position nous permettent de les considérer comme des phaosomes.

Au fond de chaque cellule se trouve toujours un corps interne (*CI*). Il se colore en jaune par le mélange de Mallory, en rouge par la fuchsine d'Altmann après les fixations cytologiques non osmiées, il réduit l'acide osmique. Le bleu BZL, ainsi que le noir soudan s'y fixent bien. Ces propriétés réductrices et tinctoriales démontrent qu'il entre dans sa composition une très forte proportion de substances lipidiques. Enfin

il se colore faiblement par l'éosine du mélange de Prenant. Le corps interne est sans structure apparente, mais sa surface, en contact avec le cytoplasme, est finement frangée. Les franges sont très fortement éosinophiles ainsi que les très nombreuses granulations qui se trouvent entre elles (fig. 17, *fr*).

Il y a 7 corps internes, autant que de cellules rétinienne. Ceux de la première paire de cellules sont situés au pôle antérieur et juxtaposés selon l'axe de symétrie de l'ocelle. Ils forment la plaque basale antérieure (fig. 15) en cuilleron à concavité dirigée vers la vacuole, un peu vers la face ventrale.

Ceux de la seconde paire sont en forme de languettes qui convergent au pôle postérieur de l'ocelle. Ils sont peu épais, longs, étroits, horizontaux.

Ceux de la troisième paire sont tétraédriques. Ils convergent au pôle postérieur par un sommet, la base opposée, légèrement concave, étant dirigée vers la face ventrale de l'ocelle.

Enfin le corps interne de la cellule impaire se trouve au pôle postérieur dans le plan de symétrie des quatre autres. C'est une lame verticale de faible hauteur, courte et épaisse.

L'ensemble des 5 corps internes postérieurs forme la plaque basale postérieure (fig. 15).

Les calottes polaires sont constituées par des cellules pigmentaires. L'une des calottes enchâsse les cellules rétinienne antérieures. Elle comprend deux cellules symétriques qui s'étendent un peu plus sur la face dorsale que sur la face ventrale, et dont les noyaux sont rejetés latéralement. Le groupe postérieur est constitué, symétriquement par deux cellules allongées médianes et par deux cellules latéro-ventrales. Les noyaux sont visibles sur la face dorsale, rejetée dans la partie antérieure des cellules (fig. 15 et 16, *Np*).

De cette disposition il résulte que la plus grande partie de la face dorsale de l'ocelle est recouverte par le pigment.

Les noyaux des cellules pigmentaires sont petits, aplatis, nucléolés, leur chromatine est diffuse. Le cytoplasme finement granuleux contient des sphérules lipidiques qui disparaissent après les fixations histologiques usuelles et les déshydratations. Après des fixations cytologiques ménagées, il est possible de les conserver, en particulier après le tétroxyde d'osmium qui se trouve fortement réduit à leur niveau. Après des fixations au formol ou à l'alcool dilué, elles se colorent avec les colorants

tels que le bleu BZL, le noir soudan. Dans la cellule vivante, les globules lipidiques contiennent à l'état dissout, un pigment rouge orangé essentiellement constitué de caroténoïdes qui virent au bleu avec l'acide sulfurique, au vert avec l'acide nitrique. L'iode provoque une coloration brun-noir. Ils sont solubles dans l'alcool. Le cytoplasme, dans la région périphérique externe est différencié en un pavage de caroténoïdes protides bleus. La teinte peut d'ailleurs varier du bleu-azur au bleu-marine. Cette structure est difficilement visible sur des préparations permanentes. Cependant une fixation au Helly suivie d'une post-chromisation et d'une coloration selon Altmann, permettent de maintenir *in-situ* un quadrillage caractéristique (fig. 16).

Entre les coiffes pigmentaires et les cellules rétinienne, un petit espace contient de très fines lamelles superposées, très apparentes, après les fixateurs à base de chlorure mercurique. Leurs affinités tinctoriales sont précises : elles se colorent en bleu-vert après le Mallory, en vert après le Prenant. Elles réduisent l'acide osmique. Dans certaines conditions d'imprégnation, l'argent les colore en brun noir (fig. 17, *ZI*). Ces lamelles prennent naissance à la périphérie des orifices de pénétration du nerf optique, entre les cellules pigmentaires sur l'axe médio-dorsal de l'ocelle. Les coupes montrent qu'elles ont en grande partie pour origine le névrilemme des fibres nerveuses.

Le nerf optique de l'ocelle médian prend naissance à la face inférieure d'un ganglion optique impair, situé dans la région antérieure du cerveau, entre les deux masses ganglionnaires cérébroïdes (fig. 13, *GO*, *NO*). Il est composé de 7 fibres torsadés, qui arrivent au pôle postérieur de l'ocelle où elles se séparent en couples qui se placent dans le plan de symétrie de l'organe. La première paire pénètre dans l'ocelle à la limite inférieure de la coupe pigmentaire. Elle est destinée aux deux dernières cellules rétinienne (fig. 17, *Fn* 1 et 2). La seconde paire pénètre entre les cellules pigmentaires, exactement au pôle postérieur de l'ocelle. Elle est destinée aux deux cellules vacuolaires postérieures (*Fn* 3 et 4). La troisième paire pénètre par la face dorsale de l'ocelle entre les cellules pigmentaires, par l'un des orifices visibles sur l'animal vivant. Elle est destinée aux deux cellules rétinienne antérieures (*Fn* 5 et 6). Enfin par le second orifice (ils sont comptés d'arrière en avant) passe la septième fibre qui est destinée à la cellule médiane impaire (*Fn* 7).

Il y a donc une fibre nerveuse par cellule rétinienne. Elle pénètre

dans celle-ci soit par le côté opposé soit latéralement par rapport au corps interne. Dans le cytoplasme les nombreuses neurofibrilles qui composent la fibre se séparent et s'étalent en éventail. La majeure partie se dirige vers le fond de la cellule, mais certaines se terminent à la surface de la membrane nucléaire, alors que d'autres se ramifient abondamment autour de la vacuole centrale lorsque celle-ci existe. Les fibrilles qui arrivent jusqu'au corps interne s'épaississent avant de pénétrer entre les franges de celui-ci. Cet épaississement se prolonge par un très fin filament à l'extrémité duquel se trouve une petite granulation plus ou moins vésiculaire (fig. 17, *b*, *f*, *nf*).

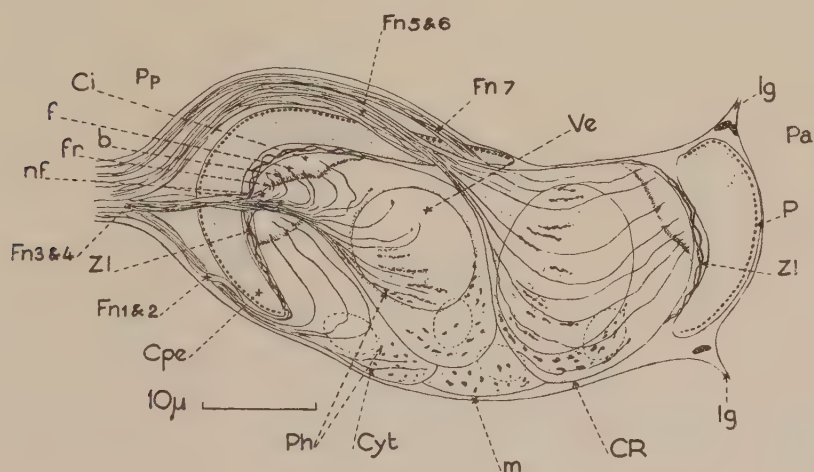


FIG. 17. — Innervation de l'ocelle médian de *S. maculosa*. *b* : épaississement des neurifibrilles ; *Ci* : corps interne ; *Cpe* : coupe pigmentaire ; *CR* : cellule rétinienne ; *Cyt* : cytoplasme granuleux ; *f* : filament terminal ; *fr* : bordure frangée ; *Fn* 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 : fibres nerveuses ; *lg* : ligament suspenseur ; *m* : membrane de l'ocelle ; *nf* : neurofibrilles ; *P* : caraténoides protides ; *Ph* : phaosomes ; *Ve* : vacuoles ; *Zl* : zone 'amellaire.

Le cerveau et le ganglion optique sont entourés d'une membrane qui se prolonge autour du nerf optique, puis autour de l'ocelle en une gaine conjonctive. Cette enveloppe est soudée dorsalement à la cloison inter-vésiculaire et se décolle à la face inférieure du pôle antérieur pour former un ligament qui retient l'ocelle à la face ventrale du Copépode (*lg*). Les noyaux de cette membrane, petits, très chromatiques se voient très, nettement à la surface de l'ocelle et à la base des ligaments de fixation (fig. 17).

b. — DESCRIPTION DES OCELLES LATÉRAUX (fig. 13, 18-19).

Chaque ocelle se présente comme un appareil cône dont la base est constituée par une lentille biconvexe frontale et le sommet par un bâtonnet noir à bout arrondi.

Pour chaque ocelle, la lentille cuticulaire fait saillie sur le bord du front (*Lf*). Elle est plus bombée en arrière qu'en avant ; elle est transparente et très réfringente. Sa partie périphérique interne est bordée par un pavage régulier qui dépend de l'hypoderme (*ph*). Cet appareil dioptrique n'est pas un simple épaissement cuticulaire. Il est formé par deux parois écartées l'une de l'autre, entre lesquelles se trouve un liquide fluide et transparent. La chitine frontale est épaissie, alors que la paroi postérieure est une fine lame membraneuse.

Dans l'animal, du bord de la lentille part vers l'arrière une membrane mince qui constitue une gouttière imparfaite ouverte sur la face latérale externe (*Ct*) et qui baigne dans le liquide de la cavité générale. Elle va coiffer une grosse sphérule cristalline (*Cr*), laquelle est enchâssée dans l'épais bâtonnet noir qui forme toute la pointe du cône oculaire (*Bp*).

Immédiatement après la sphérule cristalline, c'est-à-dire après le cristallin, sur la face ventrale de l'ocelle, un petit massif de cellules réfringentes fait saillie (*Bv*). La face interne latéro-ventrale de ce bulbe est recouverte d'une coiffe pigmentaire rouge orange à reflets bleus (*Cpe*).

Enfin à la base d'un petit étranglement situé entre le cristallin et le corps du bâtonnet pigmentaire, l'ocelle reçoit sur sa face interne un gros tronc nerveux (*NO*) qui provient du bord latéral du ganglion optique (*GO*).

En conséquence un ocelle latéral de *Sapphirina maculosa* peut être décomposé en 3 parties distinctes : le cristallin, le bâtonnet pigmenté, le bulbe ventral auxquels s'ajoute l'appareil dioptrique frontal.

Le cristallin (*Cr*) a la forme d'un ovoïde régulier à grand axe antéro-postérieur. Il mesure 90 μ de long sur 60 de diamètre. Très réfringent sur le vivant, il montre après fixation et coloration un coagulum central peu épais, homogène. Un gros noyau (*Ncr*) rejeté au pôle postérieur est peu chromatique, et seul un nucléole volumineux très acidophile permet de le remarquer. Il mesure 13 μ sur 10, et il est entouré d'un cytoplasme granuleux. Ce cristallin est donc une cellule, dont la vacuole

centrale, très hypertrophiée, gonflée de colloïde, a rejeté les éléments contre la membrane.

Le bâtonnet (*Bp*), noir, qui lui fait suite, est un tube de 110 μ de long sur 50 de diamètre dans sa plus grande section. Il est formé par des

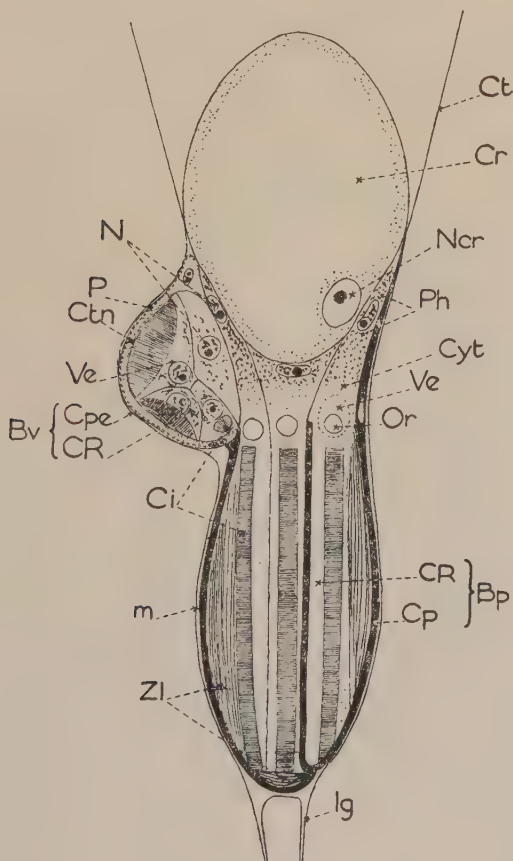


FIG. 18. — Coupe longitudinale de l'ocelle latéral de *S. maculosa*. *Bp* : bâtonnet pigmenté ; *Bv* : bulbe ventral ; *Ci* : corps internes ; *Cp* : cellules pigmentaires ; *Cr* : cristallin ; *Ct* : cône transparent ; *Cpe* : coupe pigmentaire ; *Ctn* : carotène ; *Cyt* : cytoplasme granuleux ; *CR* : cellules rétiniennes ; *lg* : ligament ; *m* : membrane ocellaire ; *N* : noyau rétinien ; *Ncr* : noyau du cristallin ; *Or* : orifice de pénétration des fibres nerveuses ; *P* : caroténoïdes-protides ; *Ph* : phaosomes ; *Ve* : vacuole ; *Zl* : zone lamellaire.

cellules aplaties dont les petits noyaux se voient surtout dans la région étranglée du col. Dorsalement, il s'étend sur le tiers postérieur du cristallin, alors que sur la face ventrale, il constitue la limite postérieure du bulbe.

Les cellules (*Cp*) contiennent des pigments noirs insolubles dans les

solvants organiques, qui résistent à la chaleur, et qui se décolorent sous l'action de l'hypochlorite de sodium, de l'acide chromique, et de l'eau de brome. Ce sont très probablement des mélanines. En surface, ce pigment se présente sous la forme de petites plaquettes serrées les unes contre les autres. Les files ainsi formées sont disposées dans le sens longitudinal sur le corps ; elles sont obliques et s'entrecroisent sur la gorge du tube.

Des coupes transversales (fig. 19) montrent qu'il y a en réalité 3 couches de mélanines : l'une superficielle (*M1*) est composée de plaquettes juxtaposées ; une autre couche de même nature tapisse la cavité interne ; entre les deux se trouve un épais tapis homogène (*M2*) dont les éléments constitutifs sont indiscernables.

Dans les cellules pigmentaires coexiste un second pigment composé essentiellement de caroténoïdes, apparents dans la région antérieure du tube, et que l'on peut mettre en évidence sous les mélanines par écrasement du bâtonnet. Cette couche de caroténoïdes semble se situer entre la première et la seconde assise de mélanines.

Enfin les coupes montrent que le tube est divisé longitudinalement par une lame pigmentaire noire ; celle-ci est provoquée par un repli postérieur de la face pigmentaire supérieure (fig. 18) à l'intérieur de l'ocelle. Cette division forme deux logettes, l'une dorsale, l'autre ventrale plus large que la précédente. Ces logettes contiennent 3 cellules rétinienues (*CR*) disposées dans l'axe du tube. L'une se trouve dans la cavité supérieure, les deux autres dans la cavité ventrale. Elles occupent toute la longueur du tube, et viennent s'appliquer étroitement contre le cristallin en épousant la courbure de celui-ci. Elles sont nettement délimitées par une membrane.

Dans la région antérieure de chacune des cellules en contact avec le cristallin, se trouve un noyau (*N*) de 7 μ sur 4, peu chromatique, aplati, mais contenant un gros nucléole acidophile. Dans la même région, le cytoplasme granuleux montre de très nombreux corpuscules fuchsinophiles en forme de spicules ou de petites masses sphérulaires, qui sont des phaosomes (*Ph*). Dans la portion postérieure, se trouve un corps interne en baguette qui mesure environ 70 μ de long sur 5 de haut et 5 de large. Celui de la cellule rétinienne supérieure est précédé d'une vacuole d'environ 10 μ de diamètre. Il arrive que les cellules inférieures possèdent également une vacuole, mais elle n'est pas permanente.

Les trois corps internes (*Ci*) sont alignés dans un même plan vertical

du côté externe de l'ocelle. Ils sont fuchsinophiles, osmiophiles et riches en lipides. Ils ne présentent aucune structure visible sauf sur le bord marginal interne qui est finement frangé (*fr*). Cette région est en contact avec un cytoplasme finement strié longitudinalement. Ces striations sont dues à des neurofibrilles (*nf*) qui courent tout le long de la cellule en se ramifiant abondamment à la surface du corps interne. Entre les franges

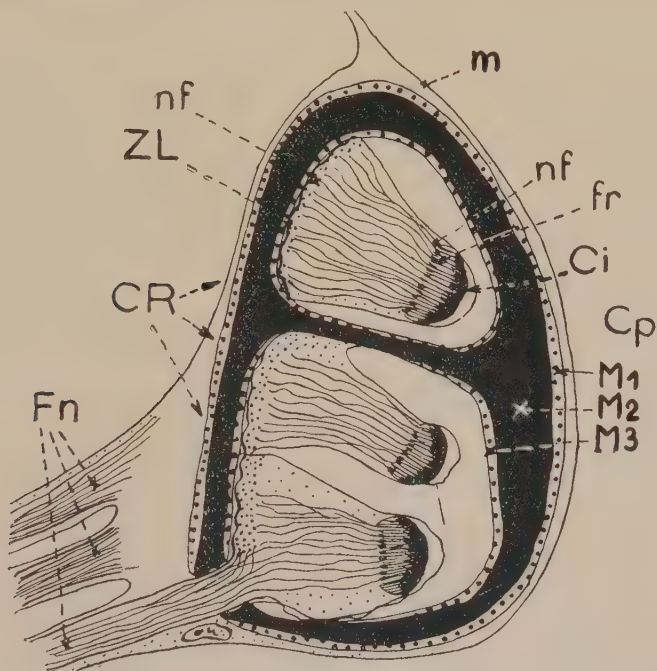


FIG. 19. — Coupe transversale dans la région pigmentée de l'ocelle latéral. *Ci* : corps internes ; *Cp* : cellules pigmentaires ; *CR* : cellules rétinienne ; *fr* : bordure frangée ; *Fn* : fibres nerveuses ; *m1*, *m2*, *m3* : trois couches de mélanines ; *M* : membrane de l'ocelle ; *nf* : neurofibrilles ; *ZL* : zone lamellaire.

de ce dernier, on trouve de nombreuses granulations cytoplasmiques éosinophiles.

La section d'une cellule rétinienne (*CR*) dans le tube est triangulaire, de telle sorte que l'un des sommets est occupé par le corps interne. Entre la membrane cellulaire et les cellules pigmentaires se trouvent de très fines lamelles, dont l'origine est en partie due au névrilemme des fibres nerveuses, qui constituent une zone lamellaire caractéristique. Sur le côté interne de l'ocelle, et approximativement au col, 3 ouvertures (*Or*) parfaitement circulaires sont ménagées dans la gaine pigmentaire. Elles sont superposées et laissent pénétrer 3 grosses fibres nerveuses respec-

tivement destinées aux 3 cellules rétiniennees. C'est à ce niveau que les fibres se séparent du névrilemme qui va concourir à constituer la zone lamellaire (*Zl*).

Le bulbe (*Bv*) est formé par 4 cellules rétiniennees comparables aux cellules de l'ocelle médian. Elles sont globuleuses, et l'une d'elles contient une vacuole sphérique (*Ve*). Les noyaux groupés dans la région la plus externe mesurent 6 μ sur 6. Les 4 corps internes (*Ci*), groupés mais non soudés, forment sur le côté interne des cellules une plaque basale en cuilleron, dont la concavité est dirigée latéralement et un peu vers le haut de l'ocelle. Chaque corps interne présente une bordure frangée dans la zone de contact avec le cytoplasme, et dont les affinités tinctoriales sont caractéristiques (acidophilie intense). Dans le cytoplasme granuleux se retrouvent des phaosomes en spicules, petites cupules ou plaquettes qui se groupent autour de la vacuole lorsque celle-ci existe, et surtout autour du noyau.

Une coupe pigmentaire (*Cpe*) enchâsse le bulbe et recouvre les côtés interne et ventral de celui-ci. Elle est constituée de cellules aplaties dont le cytoplasme contient des caroténoïdes dissous dans des globules lipidiques. En surface la pigmentation est due à des caroténoïdes protides bleus, disposés sur une seule assise en petits cubes juxtaposés (*P*).

Entre la coupe pigmentaire et les cellules rétiniennees de très fines lamelles forment une couche peu épaisse.

Le nerf optique de chaque ocelle latéral prend naissance sur le bord latéral du ganglion optique du Copépode. En arrivant à proximité du bâtonnet, il se divise en 3 grosses fibres pénétrant par 3 ouvertures circulaires à la base de la région bulbaire, et un faisceau de 4 fibres, de section beaucoup plus faible, qui entre dans le bulbe par son côté interne, à sa limite supérieure.

Chaque grosse fibre innerve une cellule rétinienne allongée. En arrivant dans celle-ci, elle abandonne son névrilemme, et se résoud dans le cytoplasme en de très nombreuses neurofibrilles qui courent tout le long de la membrane cellulaire, en se ramifiant abondamment. Les ramifications s'étalent dans le cytoplasme, perpendiculairement à l'axe antéro-postérieur, envahissent la bordure frangée du corps interne où elles s'épaississent en bâtonnets nouveaux. Ceux-ci se prolongent par un très fin filament terminé par un granule vésiculeux.

Les fibres qui pénètrent dans le bulbe sont destinées aux cellules rétiniennees de celui-ci. Chaque fibre entre dans une cellule latéralement

par rapport au corps interne, se divise en neurofibrilles lesquelles pénètrent dans la bordure frangée, s'y épaississent et se prolongent par un filament terminé par un petit granule. Lorsque la cellule contient une vacuole, certaines neurofibrilles se ramifient autour d'elle.

Le nerf optique est entouré d'une enveloppe qui provient de la gaine du ganglion optique (*m*). Elle s'étale autour de l'ocelle, et l'enferme complètement. En outre, elle contribue à former le cône membraneux frontal. Elle se décolle au bout postérieur du tube pigmentaire pour former deux ligaments (*lg*) qui vont se fixer sur les faces latéro-dorsales du Copépode. Ces ligaments soutiennent l'ocelle dans sa position horizontale.

Le complexe oculaire tout entier est susceptible de se mouvoir dans un plan horizontal, d'arrière en avant. Généralement, ces mouvements sont en rapport avec les mouvements péristaltiques.

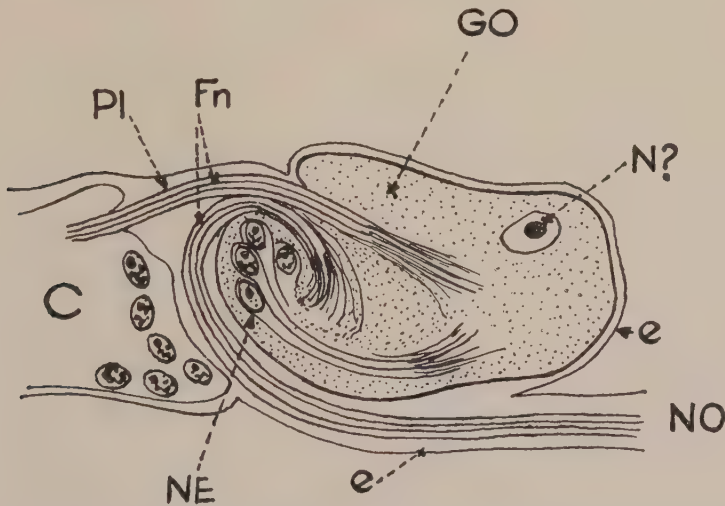


FIG. 20. — Coupe sagittale du ganglion optique; *C* : cerveau; *e* : enveloppe du cerveau et du ganglion; *Fn* : fibres nerveuses; *GO* : ganglion optique; *N?* : noyau non défini; *NE* : neurones; *NO* : nerf optique; *Pl* : pont nerveux.

c. — MORPHOLOGIE DU GANGLION OPTIQUE (fig. 13-20).

Le ganglion optique (*GO*), vu par la face dorsale, est une petite masse trapézoïde dont la grande base est appliquée contre le pont commissural, entre les deux massifs ganglionnaires cérébroïdes. La région dorsale du ganglion optique est reliée au cerveau par un court pédoncule (*Pl*).

De profil, c'est un petit lobe ovoïde. De sa région postérieure dorsale

s'échappent : d'une part de nombreuses fibres nerveuses qui le relient au cerveau, d'autre part 7 fibres qui contournent la face postérieure, passent sous le ganglion selon l'axe longitudinal, et forment le nerf optique de l'ocelle médian.

De chaque bord latéral partent 7 fibres qui constituent un nerf optique pour chaque ocelle latéral. Toute la région postérieure ventrale du ganglion est occupée par des neurones qui sont divisés en 3 groupes. L'un central de 7 cellules correspond à l'ocelle médian. Un groupe latéral droit de 7 cellules correspond à l'ocelle latéral droit. Un groupe symétrique gauche correspond à l'ocelle latéral gauche.

La moitié antérieure du ganglion optique, est occupée par deux grosses cellules symétriques, dont les deux noyaux volumineux (*N*) très chromatiques, se trouvent dans la partie dorsale. Ces cellules ne semblent avoir aucun rapport avec les yeux.

d. — REMARQUES COMPLÉMENTAIRES.

Tous les yeux de Sapphirines peuvent se décrire comme ceux de *Sapphirina maculosa*. Les différences d'une espèce à l'autre ne sont pas sensibles. Le massif cellulaire ventral des ocelles latéraux peut être plus ou moins saillant, le pigment mélanique, ou pro-mélanique, peut être orange ou brun, l'œil impair peut être plus ou moins allongé, mais la disposition et le nombre des différents éléments restent identiques.

Nous avons retrouvé des yeux semblables chez *Vettoria* (Corina) *granulosa* Giesbrecht, *V. (C.) longifurca* Rose-Vaissière.

Il faut ajouter qu'il n'existe pratiquement pas de différence morphologique entre les yeux du mâle et ceux de la femelle.

2. — Les yeux des Copilies.

Le dimorphisme sexuel est très fortement marqué chez les Copépodes du genre *Copilia*. Il s'observe extérieurement, mais aussi dans la conformation des yeux de ces animaux. Par contre la morphologie de l'œil ne varie pas sensiblement d'une espèce à l'autre, et nous avons choisi pour en faire l'étude celui de *Copilia mediterranea* Claus.

a. — LES YEUX DE LA FEMELLE.

Ils ne diffèrent pas beaucoup de ceux de *Sapphirina maculosa*, aussi les décrirons-nous brièvement. Vus de dos, ils se présentent formés par

deux grands ocelles latéraux symétriques, très écartés l'un de l'autre et situés dans un même plan horizontal. Entre eux, dans un plan légèrement inférieur se trouve l'ocelle médian impair, ovoïde, petit, dont les pôles sont vivement colorés : l'antérieur en bleu, le postérieur en rouge ponctué de bleu.

Chaque ocelle latéral comprend : une lentille cuticulaire frontale ronde, d'où part vers l'arrière un cône transparent ; celui-ci aboutit à un cristallin très réfringent qui précède un tube pigmentaire orange. Ce tube est coudé au milieu de telle sorte que les extrémités postérieures des deux ocelles convergent.

Description de l'ocelle médian (fig. 21 a). — Il est formé par 3 paires de cellules rétiniennees et d'une cellule médiane. 4 cellules contiennent chacune une grosse vacuole réfringente (*Ve*). Ce sont celles de la paire

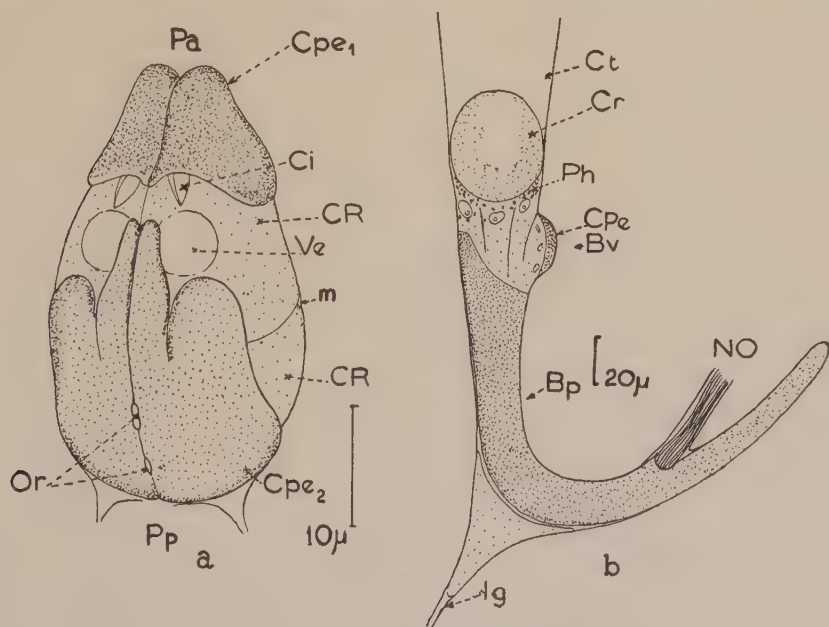


FIG. 21. — Ocelles de la femelle de *Copilia mediterranea*.
a) ocelle médian ; b) ocelle latéral. Mêmes légendes que pour les yeux de *Sapphirina*.

antérieure (*CR*) et de la paire postérieure dorsale (*CR*). Les cellules postérieures ventrales ainsi que la cellule centrale n'en ont pas.

Le pôle antérieur est recouvert par deux cellules pigmentaires qui contiennent des caroténoïdes rouge ou orange masqués en surface par

une couche de petits cubes bleus juxtaposés de caroténoïdes protides (*Cpe* 1). Le massif pigmentaire postérieur (*Cpe* 2), très important, recouvre plus de la moitié de la face dorsale et s'avance très loin sur les cellules rétinienne antérieures. Il est formé de 4 cellules symétriquement disposées par rapport à l'axe médio-dorsal. Les deux cellules centrales sont très allongées. Les deux cellules latérales s'étendent sur les côtés de l'ocelle, mais laissent la face ventrale de celui-ci largement découverte. Les cellules pigmentaires contiennent des caroténoïdes et des caroténoïdes protides. Ces derniers sont peu abondants et forment en surface une ponctuation bleue qui laisse transparaître la couleur rouge ou orangé du pigment sous-jacent. Sur l'axe de symétrie de la coupe pigmentaire et en arrière, se trouvent deux ouvertures ovalaires (*Or*) qui laissent pénétrer des fibres du nerf optique.

Des coupes sériées et des colorations montrent dans les cellules rétinienne : un cytoplasme, des noyaux, des enclaves semblables à ceux déjà décrits à propos de l'ocelle médian de *S. maculosa*. Il y a une fibre nerveuse par cellule rétinienne. Elle entre par la région opposée au corps interne et se résout en fibrilles. Celles-ci traversent le cytoplasme et aboutissent au corps interne (*CI*) où elles pénètrent en passant entre les franges superficielles. Chaque neurofibrille se termine par un épaississement prolongé par un filament très fin et un granule terminal.

L'ocelle est enfermé dans une enveloppe conjonctive qui a pour origine la membrane du cerveau. Celle-ci forme au-dessus de l'organe deux vésicules gonflées séparées par une lame verticale qui se trouve dans le plan de symétrie. Ces vésicules reposent latéralement contre les ocelles latéraux. L'ocelle ventral est relié à un ganglion optique par un court pédoncule tubulaire qui contient le nerf optique.

Description d'un ocelle latéral (fig. 21 b). — Il est constitué d'une lentille frontale, de la périphérie de laquelle part, vers l'arrière, un cône membraneux (*Ct*), ouvert sur sa face latérale externe, qui aboutit à un cristallin (*Cr*). Celui-ci est enchâssé dans un tube pigmentaire rouge-orange (*Bp*) très long et coudé au milieu. Au creux du coude, arrive un gros tronc nerveux (*NO*) qui émane de la région antérieure du cerveau.

Sur la face ventrale, immédiatement après le cristallin, se trouve un petit massif bulbaire (*Bv*), dont le bord latéral interne est serti dans une coupe pigmentaire de caroténoïdes (*Cpe*).

La lentille biconvexe frontale est formée par le décollement de la

chitine superficielle de l'hypoderme membraneux sous-jacent. Dans l'espace ainsi ménagé se trouve un liquide très transparent, réfringent, qui est sécrété par les cellules hypodermiques périphériques. Chez certains animaux, dont les lentilles avaient été lésées, nous avons vu celles-ci se reconstituer au bout de 3 à 4 jours par condensation des gouttelettes sécrétées. Nous n'avons jamais observé d'épaississement cuticulaire.

Le cristallin (*Cr*) est une cellule volumineuse dont la vacuole hypertrophiée a rejeté le noyau et le cytoplasme, latéralement contre la membrane cellulaire.

Il y a 3 cellules rétinienne dans le tube pigmentaire. Elles sont superposées dans un même plan vertical, et on peut reconnaître à l'intérieur de chacune d'elles un corps interne en forme de bâtonnet qui épouse la courbure du tube. La cellule supérieure est séparée des deux autres par une petite bande pigmentée. Le cytoplasme, en avant des corps internes et contre la paroi du cristallin, contient les noyaux ovoïdes et les phaosomes.

Le tube est formé par des cellules pigmentaires qui contiennent des mélanines ou des pigments voisins oranges. Ce pigment ne se présente pas sous la forme de cubes ou de granules, mais comme une substance diffuse disposée selon des stries longitudinales. Nous n'avons pas trouvé de caroténoïdes.

Le massif bulbaire contient 4 petites cellules rétinienne. Dans chacune d'elles le corps interne est réduit à une petite masse ovoïde, quelquefois écailleuse, située vers la face interne de l'ocelle. Les noyaux sont situés vers la face externe. La coupe pigmentaire contient des caroténoïdes rouge-oranges, et en surface se différencie un pavage caractéristique de caroténoïdes protides.

L'innervation s'effectue par un gros tronc nerveux qui arrive au creux du coude (*NO*) et qui prend naissance sur le bord latéral inférieur du ganglion optique. Il est composé de 7 fibres nerveuses. 4 vont innerver les cellules du bulbe, 3 sont destinées aux grandes cellules allongées contenues dans le tube pigmentaire. La division en neurofibrilles et leur étalement sur le corps interne se fait comme dans l'ocelle latéral de *S. maculosa*.

L'ocelle est entouré d'une membrane qui se décolle du côté externe du coude pour former un ligament (*lg*). Celui-ci retient l'ocelle à la face latéro-dorsale du Copépode. L'ocelle suit les mouvements péristaltiques et se déplace d'arrière en avant.

b. — LES YEUX DU MÂLE (fig. 22, 23).

Les mâles de *Copilia* ont des Copépodes de grande taille (3 à 6 mm) aplatis et foliacés. Ils ressemblent à des Sapphirines, mais ne possèdent pas de lentilles cuticulaires frontales.

L'œil se présente sur l'animal vivant, vu de dos, comme une petite tache noire bilobée symétriquement, située à l'extrémité antérieure du cerveau. Ces deux lobes sont les ocelles latéro-dorsaux, étroitement juxtaposés. Sur la face ventrale de l'œil, entre les ocelles latéraux, se trouve une petite languette ovoïde dont les pôles antérieurs et postérieurs sont vivement colorés en rouge : c'est l'ocelle médian.

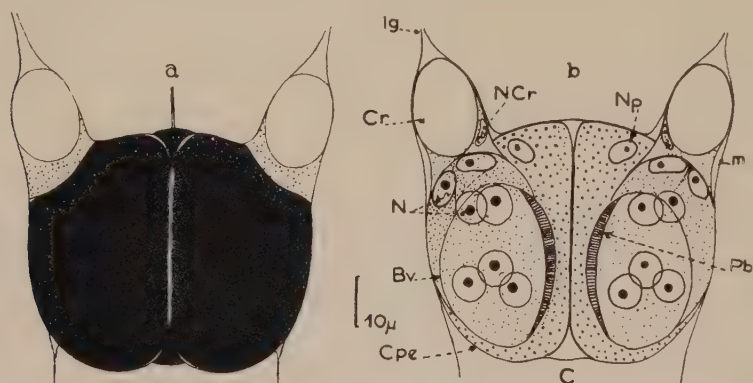


FIG. 22. — Yeux de *Copilia mediterranea* mâle.
a) avant dépigmentation ; b) après dépigmentation par l'eau de brome, et coloration.

Description d'un ocelle latéral (fig. 22). — Chaque ocelle latéral est une masse globuleuse de 40 μ de long sur 20 de large et 20 de haut environ. On y distingue dans la région antérieure, le *cristallin* (Cr), qui émerge d'une gaine pigmentaire noire, opaque (Cpe).

Le *cristallin* est une cellule ovoïde dont la vacuole hypertrophiée est rejetée en avant. Le noyau, peu chromatique, ainsi que le cytoplasme granuleux, occupent le quart postérieur de l'ensemble et sont rejetés vers le côté externe (fig. 22, Cr).

Au cristallin, fait suite le *massif rétinien* qui n'est visible qu'après dépigmentation de l'œil. Il y a 7 cellules rétiniennees disposées en 2 groupes. Un groupe postérieur de 4 cellules sphérulaires, occupe une position ventrale. Un groupe dorso-antérieur est constitué de cellules oblongues, qui recouvrent les éléments du groupe ventral.

Le noyau (*N*) de chaque cellule est semblable à celui du cristallin, mais un peu plus volumineux et un peu plus chromatique. Le cytoplasme est granuleux et contient, surtout à proximité du noyau, des phaosomes, acidophiles, sphérulaires ou sous forme de petites plaquettes. Dans chaque cellule rétinienne se trouve un corps interne, déporté vers la face interne de l'ocelle. Il est allongé pour les éléments supérieurs, et plus court dans les cellules ventrales. La juxtaposition de ces dernières constitue une plaque basale en forme de cupule dont la concavité est tournée vers le côté externe de l'ocelle. On remarque sur les corps internes une surface frangée dirigée vers la partie supérieure de la cellule.

L'ensemble, sauf la cellule cristallinienne, est enfermé dans une gaine pigmentaire qui forme une poche en doigt de gant. Cette gaine est formée par 2 cellules subégales dont les noyaux sont visibles à l'avant. La coupe pigmentaire contient 3 types de pigments : en surface des mélanines noires, sous cette première couche une zone de caroténoïdes protides, bleus ou noirs, que l'on peut faire virer au rouge sous l'action de l'alcool et de la chaleur par décomposition du complexe, et enfin dans le reste du cytoplasme des caroténoïdes rouge-orange dissous dans un substrat lipidique que l'on conserve par des fixations cytologiques. Les caroténoïdes et leurs dérivés ne s'observent que sur le vivant, par écrasement ménagé de l'œil. On arrive ainsi à effectuer les réactions caractéristiques.

Entre la gaine pigmentaire et les cellules rétiniennes on peut voir sur coupe, une petite zone lamellaire.

Description de l'ocelle médian (fig. 23). — Il est conformé comme celui de la femelle. Il se compose de 7 cellules rétiniennes disposées en 3 paires successives et une cellule impaire médiane (*CRm*). Deux paires antéro-dorsales présentent 4 petites vacuoles et l'on reconnaît dans chaque cellule un noyau et un petit corps interne. Ces derniers conservent la disposition que l'on connaît : 2 antérieurs et 5 postérieurs dont 3 occupent une position dorsale et 2 positions ventrale.

Les pôles sont recouverts par des capuchons pigmentaires (*Cpe*). Les cellules contiennent des caroténoïdes et en surface des caroténoïdes protides.

L'ocelle n'est pas nettement séparé du ganglion optique comme c'est le cas chez la femelle. Il émerge sous forme d'une petite languette et vient appliquer sa face dorsale entre les deux ocelles latéraux.

Innervation. — Les trois ocelles sont étroitement appliqués contre le ganglion optique. De telle sorte que l'on ne voit pas de pédoncule contenant le nerf optique. Des coupes révèlent que les fibres nerveuses partent directement des côtés du ganglion et pénètrent immédiatement dans les ocelles latéraux. Pour l'ocelle médian les fibres (NO) partent de la région dorsale postérieure du ganglion optique, contournent celui-ci selon l'axe sagittal, passent dessous et rentrent directement dans l'ocelle.

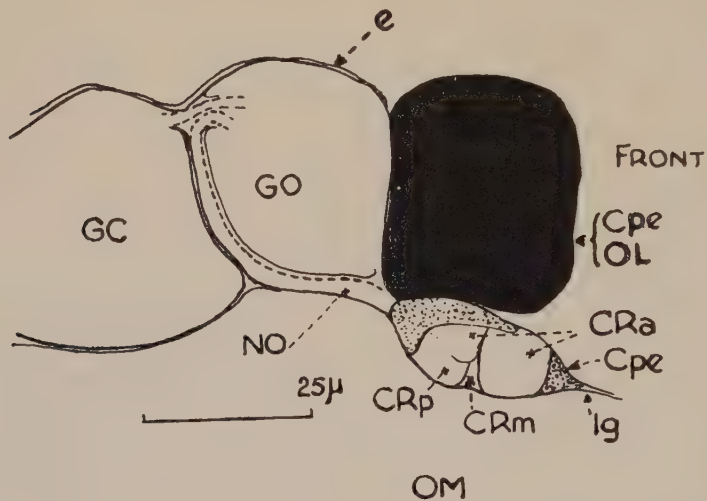


FIG. 23. — Coupe sagittale de l'ocelle médian et du ganglion optique du mâle de *C. mediterranea*. Cpe : coupe pigmentaire ; CRa : cellules rétinienne antérieures ; CRm : cellule rétinienne médiane ; CRp : cellules rétinienne postérieures ; e : enveloppe membraneuse du cerveau ; GC : ganglions cérébroïdes ; GO : ganglion optique ; lg : ligament suspenseur ; OL : ocelle latéral ; OM : ocelle médian.

Il y a une fibre nerveuse par cellule rétinienne, et l'on peut voir dans certaines cellules la résolution de la fibre en fibrilles et l'aboutissement de celles-ci dans le corps interne.

Les enveloppes. — La membrane (m) du cerveau se continue pour former autour de chaque ocelle une enveloppe. A l'avant de chacun d'eux, cette membrane se décolle pour constituer un ligament tenseur qui ira se fixer sur la face ventrale du Copépode.

Morphologie du ganglion optique. — Il est pratiquement semblable à celui de *Saphirina*.

3. — Les yeux des Corycoeides.

Nous retrouvons chez les Corycoeides un complexe oculaire comparable à celui des Sapphirinidae. Nous avons plus spécialement étudié *Corycoeus clausi* Dahl. Le complexe est le même chez le mâle et chez la femelle.

L'observation faite sur le vivant, sur préparations permanentes *in-toto* et sur coupes montre que le complexe se compose de :

1. Deux grands ocelles latéraux disposés de part et d'autre du cerveau.
2. Un ocelle médian, beaucoup plus petit, situé à l'extrémité antérieure du cerveau.

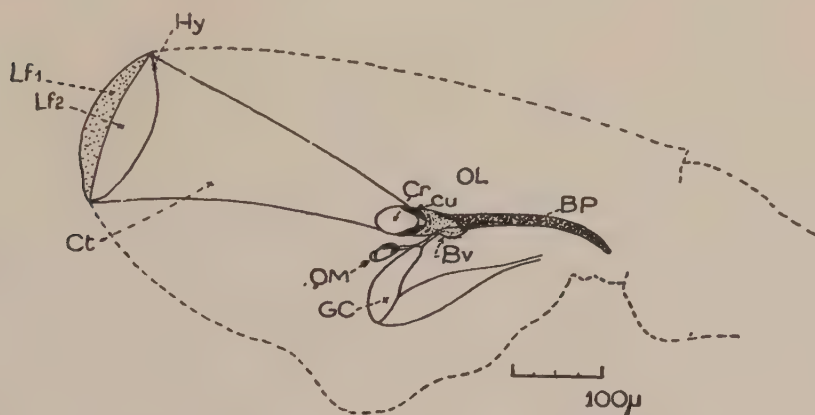


FIG. 24. — Vue latérale de l'ensemble oculaire et nerveux de *Corycoeus clausi*. Mêmes légendes que pour *Sapphirina* et *Copilia*. En plus : Cu : cupule réfringente ; Lf1, Lf2 : lentilles frontales superposées.

La masse nerveuse est particulière : la région sus-œsophagienne est repliée vers l'arrière d'un angle de 135° environ. Cette position repliée fait que l'ocelle médian, qui a conservé son orientation normale, semble reposer sur la face ventrale du cerveau (fig. 24).

Entre les ganglions cérébroïdes (GC) se trouve le ganglion optique duquel partent 3 nerfs :

L'un médian, très court destiné à l'ocelle impair.

Deux latéraux, symétriques destinés aux grands ocelles.

a. — DESCRIPTION DE L'OCILLE MÉDIAN.

C'est un petit massif cellulaire ovoïde qui mesure $30\ \mu$ de long sur 16 de large et 16 de haut environ. Ses pôles sont vivement colorés par deux calottes pigmentaires à caroténoïdes. La calotte postérieure s'avance sur presque toute la surface dorsale selon deux languettes symétriques juxtaposées.

L'ocille comprend 7 cellules rétiniennees disposées par paires successives et une cellule médiane. Les cellules antérieures possèdent une

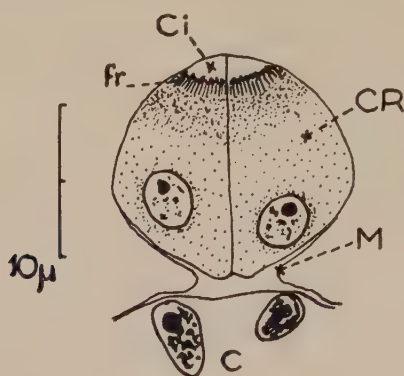


FIG. 25. — Coupe transversale au niveau des corps internes dorso-postérieurs de l'ocille médian de *C. clausi*.
C : cerveau ; Ci : corps interne ; CR : cellule rétinienne ; fr : bordure frangée ; M : membrane de l'ocille.

vacuole réfringente. Les corps internes, petits, ont une disposition identique à celle déjà observée chez *Sapphirina* et *Copilia*. Leur surface est finement frangée (fig. 25, *fr*), et entre les franges passent les terminaisons neurofibrillaires. Le noyau de chaque cellule se trouve dans une région de cytoplasme granuleux riche en phaosomes en forme de plaquettes plus ou moins agglomérées surtout autour des vacuoles.

Les calottes pigmentaires sont formées par des cellules qui contiennent des caroténoïdes et dont la région superficielle présente un tapis de caroténoïdes protides bleus.

Une membrane très fine entoure l'ocille, et le relie au cerveau par un court pédoncule creux qui contient le nerf optique formé par 7 fibres nerveuses.

b. — DESCRIPTION D'UN OCELLE LATÉRAL (fig. 24).

Chaque ocelle latéral est un appareil cône dont la base est constituée par la lentille frontale et le sommet par un bâtonnet pigmentaire brun ou noir. De la lentille part une membrane en forme de gouttière, ouverte ventralement, qui arrive sur un cristallin ovoïde. Celui-ci précède le cône pigmentaire légèrement incurvé, qui se termine dans le quatrième segment thoracique. Après le cristallin, déporté sur la face interne de l'ocelle, se trouve un petit massif bulbaire.

La lentille est complexe. Elle est formée de deux ménisques superposés. Le premier est un épaissement cuticulaire chitineux (*L/1*), le second (*L/2*) est limité sur sa face postérieure par une fine membrane hypodermique (*Hy*). Entre la cuticule et cette membrane se trouve un liquide hyalin, très réfringent, sécrétée par les cellules hypodermiques, hypertrophiées, périphériques.

Le cristallin est une cellule ovoïde, régulière à grand axe antéro-postérieur qui contient une vacuole hypertrophiée. Il est limité sur sa face postérieure par une formation particulière, bien individualisée, en forme de cupule (*Cu*), percée d'un orifice central. Cette formation très réfringente sur le vivant, stratifiée, est très acidophile après fixation et coloration. Elle se teinte vigoureusement par l'hématoxyline.

Le bâtonnet pigmentaire qui fait suite au cristallin est un tube formé par des cellules à mélanines. Dans le tube se trouvent 3 cellules rétinienne, allongées, contenant chacune un long corps interne. Le bulbe qui émerge sur la face interne de l'ocelle est formé par 4 cellules rétinienne, plus ou moins globuleuses, qui sont enchâssées dans une cupule pigmentaire contenant surtout des caroténoïdes et en surface un pavage différencié de caroténoïdes protides, mais pas de mélanines.

Les longues cellules rétinienne sont riches en phaosomes qui s'accumulent dans la région en contact avec le cristallin.

L'innervation des yeux chez *Corycaeus clausi* correspond à ce que nous savons sur les yeux de ce type rencontrés chez les autres genres : une fibre nerveuse arrive à chaque cellule rétinienne. Il y en a donc 7 par ocelle. Après avoir pénétré dans la cellule, la fibre se divise en fibrilles qui aboutissent au corps interne.

4. — Conclusions.

Les yeux des Sapphirinidae et des Corycoeidae sont très voisins et peuvent être comparés sans difficulté à l'œil nauplien.

a. — Chez ces Copépodes, l'un des trois ocelles, le médian, a conservé, avec quelques légères modifications, tous les caractères et la structure de l'ocelle larvaire.

L'organe paraît formé de 2 cupules colorées : l'une postérieure à 4 cellules pigmentaires contenant des caroténoïdes et des caroténoïdes protides ; l'autre antérieure de même structure, mais formée de 2 cellules seulement. La cupule postérieure enchâsse 5 cellules rétinienne dont les corps internes forment la plaque basale postérieure, alors que la cupule antérieure sertit 2 cellules rétinienne dont les corps internes forment la plaque basale antérieure, diamétralement opposée. En réalité cette séparation en deux groupes cellulaires provient surtout du fait que 4 cellules rétinienne, disposées par paires antérieure et postérieure se sont anormalement développées. Ces dystrophies s'accompagnent :

1. d'un mouvement de bascule des cellules antérieures de l'arrière vers l'avant, donnant ainsi aux corps internes une position antérieure.

2. de l'élongation de l'ocelle, et en conséquence de l'étirement curieux des éléments pigmentaires médio-dorsaux et leur séparation en deux groupes.

3. d'une atrophie légère de la paire de cellules rétinienne ventrales, ainsi que l'écrasement de la cellule rétinienne médiane.

4. d'une distribution étagée des fibres nerveuses du pôle postérieur au pôle antérieur qui reste cependant comparable au schéma donné pour l'ocelle médian d'*Eucalanus elongatus* (fig. 3 et 4).

Nous avons un groupe postérieur avec les fibres *Fn1* et *Fn2*, qui pénètrent directement dans les cellules, puis un groupe médian avec les fibres *Fn3* et *Fn4* qui pénètrent dans les cellules postérieures dorsales après être passées entre les cellules pigmentaires. Le troisième groupe avec *Fn5* et *Fn6*, plus en avant destinées aux deux grosses cellules antérieures, et enfin *Fn7* qui correspond à la cellule médiane et y aboutit après avoir cheminé entre les six cellules (fig. 17).

b. — Pour les ocelles latéraux, les dystrophies sont beaucoup plus marquées. Il y a eu non seulement une dysharmonie de croissance, mais aussi une transformation très importante de l'organe visuel.

Un cristallin est différencié et, d'après sa position, sa nature, il faut l'interpréter comme une cellule ayant la même origine que les cellules rétinienues, mais dont l'évolution est différente. On y reconnaît un noyau, un cytoplasme granuleux et surtout une énorme vacuole contenant un liquide hyalin, qui constitue l'élément dioptrique et réfringent de la cellule. Cette vacuole est l'homologue des vacuoles rencontrées dans les cellules de l'ocelle médian, ces dernières pouvant être ramenées à ce que nous avons observé dans l'ocelle de *Tisbe furcata* ou de *Megacyclops gigas*. Le corps interne ne s'est pas formé.

Trois cellules rétinienues se sont anormalement allongées, et dans chacune d'elles le corps interne est devenu un bâtonnet souvent très long qui reçoit les ramifications neurofibrillaires sur toute sa face interne. L'allongement de ces trois cellules s'est fait dans le prolongement du cristallin, mais les noyaux ne se sont pratiquement pas déplacés et se trouvent dans la région antérieure des cellules. Toute la partie en contact avec le cristallin est riche en phaosomes. Ces derniers forment un écran réfringent, qui complète l'effet dioptrique de la cellule cristallinienne. Dans le cas des Corycoeides, il y aurait en outre un durcissement progressif et l'isolement d'une calotte postérieure du cristallin formant une cupule percée au centre que FRIEDRICH considère, à tort selon nous, comme un diaphragme.

L'allongement des trois cellules rétinienues a provoqué le rejet, sur la face latéro-ventrale de l'ocelle, de quatre cellules rétinienues qui n'ont pas subi de transformations et ont conservé un type primitif. Chacune de ces cellules est globuleuse, avec ou sans vacuole, et elle contient un petit corps interne. Il n'y a d'ailleurs aucune raison pour que ces cellules ne soient pas fonctionnelles chez *S. maculosa*. Par contre chez les Copilies femelles et les Corycoeides, il semble que ces éléments ont subi une régression qui a entraîné une diminution de volume générale, à tel point que FRIEDRICH les considère comme des éléments intercalaires. Cet auteur n'avait probablement pas remarqué à l'intérieur de chaque cellule un petit corps interne.

Ces différences, de taille et de forme, se retrouvent dans les cellules pigmentaires. Elles s'accompagnent en fait d'une physiologie cellulaire différente. Alors que les cellules pigmentaires du tube sont susceptibles d'effectuer la synthèse des mélanines, les cellules pigmentaires du bulbe n'en semblent pas capables, et de ce fait ne contiennent que des caroténoides et des caroténoïdes protides.

Il y aurait ainsi dans l'ocelle latéro-dorsal des Sapphirines, des femelles de *Copilia* et des Corycoeides deux groupes d'éléments cellulaires : l'un très modifié et en évolution, le second primitif et peut-être en régression.

L'œil du mâle de *Copilia mediterranea*, ainsi que celui des mâles de toutes les Copilies, se placerait entre le type nauplien et l'œil des Sapphirinidae. On observe déjà la séparation de l'ocelle médian des deux ocelles latéraux, ces derniers sont encore accolés, mais leur morphologie se rapproche des grands ocelles. Le cristallin est individualisé et l'on voit que les cellules rétiniennes sont déjà séparées en deux groupes : l'un dorsal allongé, l'autre latéro-ventral bulbaire qui tend à s'isoler. D'autre part, les cellules pigmentaires contiennent conjointement aux caroténoïdes et aux caroténoïdes protides, des mélanines.

Il est possible que la transformation de l'œil nauplien en complexe oculaire passe par un stade comparable à celui de l'œil du mâle de *Copilia*. Nous avons pu observer sur une larve Copépodite de *Copilia* qui présentait tous les caractères d'une femelle des yeux très voisins de ceux du mâle. Cet animal avait la forme d'une femelle de *C. mediterranea*, avec une paire de lentilles frontales. Mais celles-ci n'étaient pas prolongées par un cône membraneux vers l'arrière. L'œil était une tache bilobée noire, à l'extrémité antérieure du cerveau chaque lobe étant précédé d'une cellule cristallinienne ovoïde (fig. 26, *Cr*) assez volumineuse. L'œil différait cependant de celui du mâle par certains détails. Chaque lobe était beaucoup plus long. Derrière le cristallin, le massif rétinien du bulbe (*CR*) se trouvait déjà isolé du tube pigmentaire, et une cupule de caroténoïdes commençait à se différencier. La membrane ocellaire se développait et tendait à former le cône transparent (*m*). Enfin, les trois ocelles montraient une tendance très nette à se séparer les uns des autres ainsi que du cerveau ; ce que l'on n'observe pas chez le mâle.

Ces yeux étaient donc en évolution chez les 3^e ou 4^e stades Copépodite. Il est probable que le sexe de l'animal serait femelle, (on sait que la différence morphologique entre le mâle et la femelle ne s'affirme qu'au dernier stade Copépodite et qu'à l'origine, après les métanauplius, les larves ont les caractères des femelles).

Quelle est l'origine de ces yeux et de quelle manière est-il possible de passer d'un stade à l'autre ? Comme nous l'avons dit à propos du nauplius, l'œil a pour origine un bourgeon ectodermique trilobé qui

est formé par la plaque commissurale nerveuse impaire. Ce bourgeon donne naissance aux 3 ocelles, et la plaque nerveuse devient un ganglion optique. L'œil ne se modifiera plus chez certaines espèces.

Chez les *Sapphirinidae*, la première étape des modifications qui interviennent est montrée par l'allongement de l'ocelle médian. Une étape plus avancée est représentée par l'ocelle latéral du mâle de *Copilia*. A ce stade, il y a dysharmonie de croissance qui provoque la séparation de 3 cellules rétinienne latéro-dorsales. En outre un cristallin s'individualise et une physiologie nouvelle permet à certaines cellules pig-

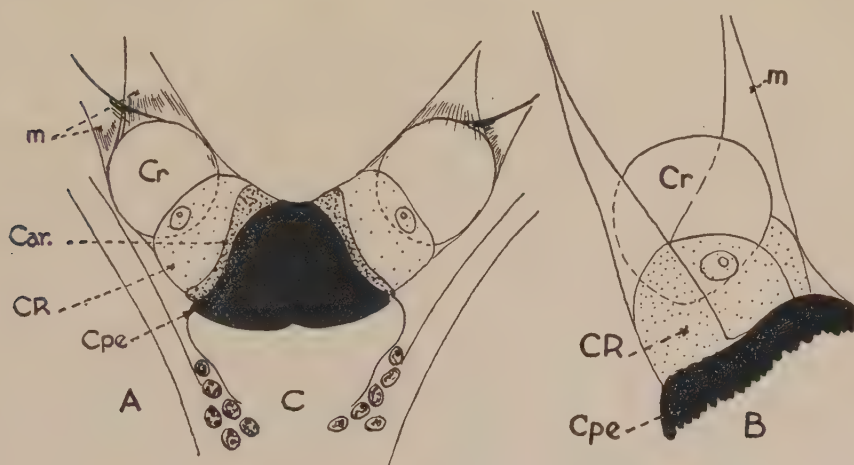


FIG. 26. — Yeux en croissance chez un copépodite femelle de *Copilia mediterranea*; a) vue de dos; b) vue latéralement. C : cerveau; Car : caroténoïdes; Cr : cristallin; CR : cellules rétinienne; Cpe : coupe pigmentaire; m : membrane des ocelles.

mentaires de synthétiser des mélanines. L'œil n'est pas séparé du ganglion optique.

A un stade plus avancé, nous arrivons à l'œil tel qu'il a été décrit chez *Sapphirina maculosa*. Les trois ocelles sont parfaitement séparés, et les latéraux se sont entièrement transformés. Cette transformation peut même aboutir à la régression des cellules rétinienne, du bulbe, chez les femelles de *Copilia* ou chez les *Corycoeides*.

La formation des lentilles frontales est secondaire et probablement due à une induction du tissu hypodermique par les éléments rétinien. Cette transformation semble devoir être inhibée chez les mâles de *Copilia*.

B. — Les yeux de *Centropages typicus* Kroyer.

Centropages typicus Kroyer est un Copépode pélagique de la famille des Centropagidae, Centropagina, sous-ordre des Calanoïda, commun en surface en Méditerranée.

L'œil situé dans la région antérieure de la tête apparaît sur l'animal vivant sous la forme d'une sphère très réfringente, entre le rostre et la

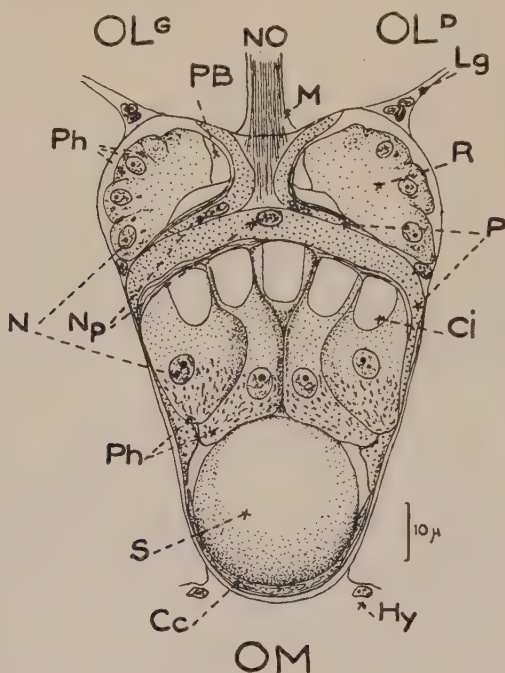


FIG. 27. — Vue frontale des 3 ocelles de *Centropages typicus*. *OLg*, *OLD* : ocelles latéraux droit et gauche ; *OM* : ocelle médian ; *Cc* : cellule cristallinogène ; *Ci* : corps interne ; *Hy* : hypoderme ; *Lg* : ligament suspenseur ; *M* : membrane ; *N* : noyaux des cellules rétiniennes ; *NO* : nerf optique ; *Np* : noyaux des cellules pigmentaires ; *P* : pigments (caroténoïdes et caroténoïdes-protides) ; *PB* : plaque basale ; *Ph* : phaosomes ; *R* : massif rétinien ; *S* : sphérule réfringente.

lèvre supérieure, enfermée dans un petit bulbe chitineux, légèrement proéminent. Dans le Copépode, la sphère est surmontée d'un petit cylindre de couleur noir-bleuté, à reflets rouge-vif. L'axe de l'œil fait un angle d'environ 60° avec l'axe sagittal du Copépode et présente ainsi une orientation ventro-frontale.

Une dissection est nécessaire pour montrer que l'organe est tronconique (fig. 27). Ses faces, antérieure et postérieure, sont un peu aplaties.

Il mesure 75 μ de haut sur 45 de large et 45 d'épaisseur. Le sommet est occupé par la sphère réfringente (*S*) de 28 μ de diamètre. La base du cône, qui se trouve dirigée vers le dos de l'animal, est formée par les deux ocelles latéro-dorsaux (*OL*), très petits, symétriques par rapport au plan sagittal de l'œil. Chaque ocelle latéral, ovoïde, mesure 45 μ de long, sur 30 de large et 17 de haut. Il émerge du massif pigmentaire sous la forme d'une petite calotte réfringente. La sphère, et la région située entre elle et les ocelles latéraux, constituent l'ocelle médian.

L'œil de *C. typicus* est ainsi formé de 3 ocelles juxtaposés : l'un médian, impair, ventral, très développé ; deux latéro-dorsaux symétriques, petits et simples. A chaque ocelle correspond un appareil pigmentaire qui lui est propre.

Un gros tronc nerveux (*NO*) arrive dorsalement par la face postérieure. Deux nerfs plus petits passent sur la face dorsale, entre les ocelles latéraux pour y pénétrer par la face antérieure (fig. 28, *Tn*) et deux autres nerfs latéro-dorsaux passent sur les ocelles latéraux et se dirigent vers le front de l'animal (*Tf*). Tous ces troncs nerveux sont entourés d'une membrane qui va se développer autour des ocelles et former pour chacun une enveloppe conjonctive.

L'ocelle médian est retenu à la face ventrale du Copépode par un tissu d'origine hypodermique (*Hy*). Chaque ocelle latéral est retenu à la face dorsale de l'animal par un petit ligament suspenseur (*Lg*) formé par le décollement de la membrane ocellaire.

1. — Description des ocelles latéraux (fig. 27).

Ce sont des ocelles du type nauplien. Ils sont essentiellement constitués d'une sphère de cellules rétiniennes (cristallines) enchâssée dans une coupe pigmentaire (*P*).

Le massif rétinien est formé par une dizaine de cellules (*R*) dont les noyaux (*N*) se trouvent dans la partie supérieure. Ce sont de gros noyaux, caractéristiques, bien nucléolés, peu chromatiques. Au fond de chaque cellule se trouve un corps interne. La juxtaposition des corps internes, forme pour chaque ocelle une plaque basale (*PB*) en cuilleron dont la concavité est dirigée vers la face latéro-dorsale externe de l'organe. Le cytoplasme cellulaire est granuleux, et il contient à proximité du noyau des petits corps sphériques, souvent auréolés d'une zone claire (surtout après les fixateurs énergiques), très fuchsinophiles, qui sont des

Phaosomes (*Ph*). Il y en a généralement deux assez volumineux par cellule, ils sont entourés de fines granulations, de même nature. plus ou moins agglomérées.

La surface interne de la plaque basale est finement striée verticalement, et les nombreuses franges ainsi formées sont entourées d'un cytoplasme granuleux très éosinophile. Les corps internes ne présentent pas, dans leur région profonde, une structure particulière. Ils possèdent les mêmes affinités tinctoriales et sont semblables à ceux que nous avons décrits dans l'œil d'*Eucalanus elongatus*, *Candacia æthiopica*, *Tisbe furcata*, ou encore dans l'œil du Phyllopode *Artemia salina*.

2. — Description de l'ocelle médian (fig. 27).

Cet ocelle très particulier mesure $66\ \mu$ de haut sur 45 de large et 45 d'épaisseur dans sa région supérieure. Il forme une masse tronconique dont le sommet, situé vers la face ventrale du Copépode, est occupé par une sphère très réfringente de $28\ \mu$ de diamètre (*S*).

Il est composé :

1. de la sphère réfringente (*S*) que l'on peut homologuer à un cristallin.
2. d'un groupe de cellules rétinienues (*R*) qui s'appliquent contre le cristallin et le surmontent.
3. d'une gaine de cellules pigmentaires (*P*), en forme de doigt de gant qui recouvre entièrement les cellules rétinienues.

Le *cristallin* mesure $28\ \mu$ de diamètre. Il est formé par des couches superposées concentriques, sidérophiles et fuchsinophiles, très difficiles à différencier. Il est particulièrement réfringent sur le vivant. Son hémisphère ventral est appliqué contre une cellule de faible épaisseur (*Cc*) dont le noyau aplati est rejeté latéralement, et dont le cytoplasme contient de nombreux et fins granules réfringents. Ces derniers ont les mêmes caractères physiques et les mêmes affinités tinctoriales que le cristallin. Il faut considérer cette cellule comme l'élément sécréteur de la lentille.

Les *cellules rétinienues* (*R*) sont orientées verticalement. Il y a 5 cellules. 4 antérieures sont symétriques et opposées à la cinquième médiane qui constitue toute la face postérieure de l'ocelle. Les noyaux (*N*) sont

tous groupés dans la région proche de la lentille. Ils sont dans un même plan vertical, sauf le noyau de la cellule 5 qui se trouve légèrement en retrait. Ils sont ovoïdes, mesurent $6\ \mu$ de long sur 4 de large et présentent un gros nucléole et une chromatine diffuse.

Le cytoplasme granuleux est très fuchsinophile, et sidérophile autour du noyau, et près du cristallin. On trouve également dans cette région de très nombreux phaosomes en bâtonnets courts ou en petits spicules (*Ph*).

Le fond de chaque cellule est occupé par un corps interne (*CI*) allongé verticalement. Chaque corps interne mesure $13\ \mu$ de haut sur 4 à 5 d'épaisseur et 5 de large. La surface dirigée vers le front de l'animal est finement frangée pour les quatre cellules symétriques, alors que le corps interne de la cellule médiane est frangé sur la face opposée.

Le cytoplasme finement granuleux à proximité du corps interne est éosinophile.

La *couche pigmentaire* (*P*) en forme de doigt de gant recouvre complètement le massif rétinien. C'est un syncytium dont les noyaux peu nombreux sont visibles dans sa région supérieure (*Np*). Sur l'animal vivant, la partie la plus superficielle du syncytium est occupée par une assise de caroténoïdes protides bleu-noirs qui, sous l'action des fixateurs, de l'alcool, ou de la chaleur virent au rouge vif. Ces pigments se présentent sous la forme de nombreux petits pavés juxtaposés. La couche sous-jacente contient des caroténoïdes qui se soupçonnent sur le vivant par le reflet rouge qu'ils donnent à la gaine pigmentaire, et sont mis en évidence après un écrasement ménagé de l'œil. Ces pigments sont dissous dans un substrat lipidique qui demeure *in-situ* avec des fixations osmiées, ou les post-chromisations.

On peut voir une couche lamellaire entre la coupe pigmentaire et les cellules rétiniennes.

3. — Innervation des ocelles (fig. 28).

Entre les ganglions cérébroïdes (*GG*) qui constituent le cerveau, se trouve un ganglion impair, commissural, dont les neurones sont groupés dans la région antéro-dorsale (*GO*). De ce ganglion partent 3 gros troncs nerveux (*T*). Deux troncs sont pairs et symétriques par rapport à l'axe longitudinal du ganglion. Ils se dirigent vers l'extrémité antérieure de la tête. Chacun passe au-dessus d'un ocelle latéral et à ce

niveau, se divise en deux : un nerf est destiné aux organes sensoriels frontaux et au rostre (*Tf*), un autre nerf (*Tn*) contourne l'ocelle et y pénètre par sa base, sur la face antérieure.

Le troisième tronc nerveux (*NO*) impair est situé dans un plan légèrement inférieur. Il groupe 3 faisceaux qui se séparent avant de pénétrer dans l'œil entre les 3 ocelles. Deux faisceaux sont destinés aux ocelles latéraux (*Nl*) dans lesquels ils pénètrent par la région postérieure. Le troisième faisceau (*Nm*) entre dans l'ocelle médian, selon l'axe de symétrie, entre les 4 cellules frontales et la cellule postérieure.

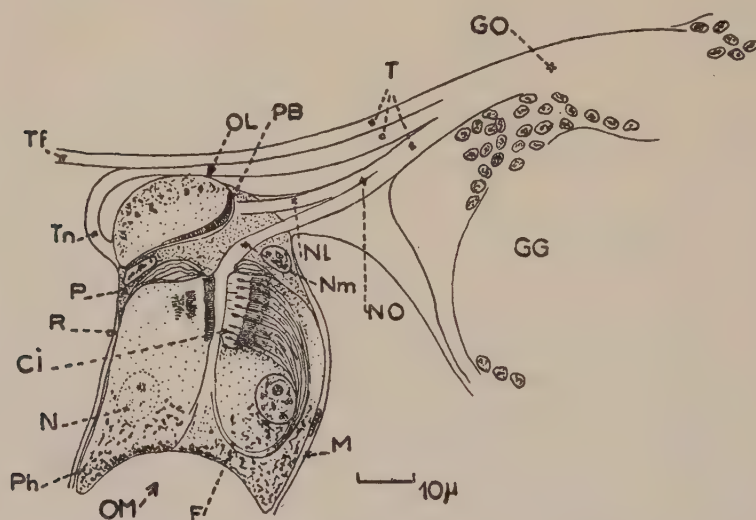


FIG. 28. — Coupe histologique sagittale de l'ensemble neuroculaire de *C. typicus*. *Nl* : nerf optique latéral ; *Nm* : nerf optique médian ; *T* : tronc nerveux ; *Tf* : tronc frontal ; *Tn* : tronc ocellaire antérieur.

Quel que soit l'ocelle examiné, il y a une fibre nerveuse par cellule rétinienne. Elle pénètre dans celle-ci par la région opposée ou latéralement par rapport au corps interne. Nous n'insisterons pas sur l'innervation des ocelles latéraux qui est comparable à celle que nous connaissons déjà dans les ocelles naupliens. Par contre dans l'axe de l'ocelle médian les 5 fibres nerveuses se séparent les unes des autres peu après avoir pénétré entre les cellules rétiniennes. Elles s'écartent également de leur névrilemme qui concourt à former la zone lamellaire. Chaque fibre entre dans une cellule à proximité du noyau, donc dans la région opposée au corps interne. Les nombreuses neurofibrilles qui la composent restent groupées, se dirigent vers le noyau, le contournent en

émettant quelques ramifications qui se terminent près de la membrane nucléaire, puis continuent leur course vers le fond de la cellule en s'étalant en éventail. Au niveau du corps interne, elles se coudent une seconde fois, se dirigent vers celui-ci. Elles y pénètrent en passant entre les franges superficielles. Les neurofibrilles s'épaississent alors, forment des bâtonnets noueux, prolongés par un filament et un granule terminal qui s'enfonce dans la masse amorphe.

4. — Interprétation.

Nous avons avec *C. typicus* une morphologie de l'ocelle médian extrêmement intéressante.

On constate un développement hypertrophique de l'ocelle impair par rapport aux ocelles latéraux qui conservent tous les caractères de l'ocelle larvaire.

1. Les trois ocelles dans ce cas sont restés groupés, et seul le médian est modifié. Ce fait montre que l'œil de l'adulte dérive directement de l'œil nauplien. Malheureusement les faits post-embryonnaires nous manquent pour le prouver. Il est probable que c'est au cours des dernières mues métanaupliennes et pendant les stades Copépodites que l'ocelle impair s'est transformé.

2. Cette métamorphose a pu s'effectuer de la manière suivante. On peut admettre au début, une hypercroissance des cellules rétiniennes ainsi qu'un allongement vertical. Cette hypertrophie s'est accompagnée d'un mouvement de bascule dans le sens vertical, et autour du nerf optique, qui s'est ainsi trouvé emprisonné entre les quatre cellules frontales et la cellule postérieure. La pénétration des fibres dans les éléments rétiniens ne s'est pas trouvée modifiée. Elle est demeurée opposée au corps interne.

3. Nous avons ici un cas particulier de développement de l'appareil optique, qui possède une cellule cristallinogène. La lentille constituée par accumulation concentrique de substance présente des affinités qu'on ne peut manquer d'homologuer à celles des phaosomes hypertrophiés rencontrés dans l'œil de *Megacyclops gigas*. Chez ce dernier, nous avons vu que les phaosomes lenticulaires étaient susceptibles, un certain volume acquis, d'émerger de la cellule sécrétrice. Il est fort possible que chez *C. typicus* le processus soit semblable et que la sphère devenue externe ne repose plus que son hémisphère inférieur sur la cellule devenue

une calotte. La nature non chitineuse de la sphère, le fait qu'elle est comprise dans l'ensemble ocellaire enveloppé de sa membrane, donc isolée de l'hypoderme, nous permet d'accorder une origine commune à l'appareil dioptrique et à l'appareil photo-récepteur. Il faut considérer la cellule cristallinogène comme une cellule rétinienne ayant évolué différemment, au même titre que la cellule cristallinienne de l'ocelle latéral des Sapphirinidae.

C. — *Les yeux des Copépodes parasites.*

Beaucoup de Copépodes parasites possèdent des yeux très développés. C'est le cas des *Caliginae*, des *Pandarinae* ou des *Lernaeidae*.

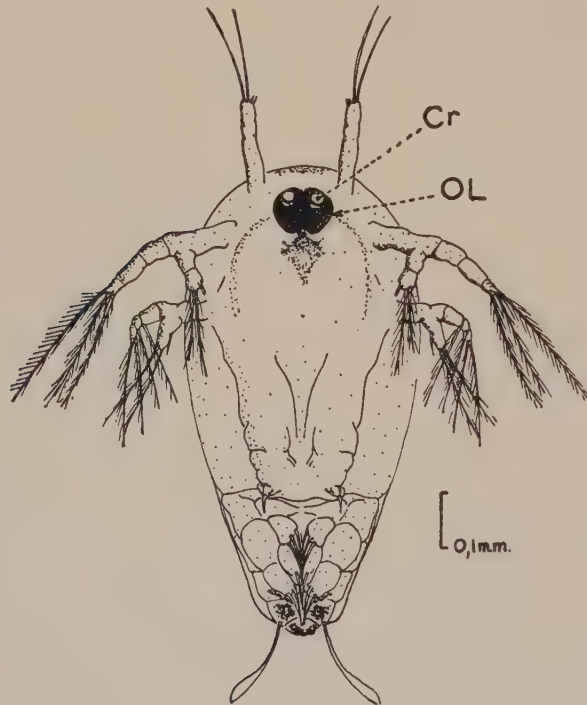


FIG. 29. — Premier copépodite de *Caligus diaphanus*. La mue n'est pas encore effectuée, mais le copépodite possède tous ses caractères, et l'œil est entièrement constitué. OL : ocellé latéral; Cr : sphérule réfringente.

Ces yeux très particuliers, n'apparaissent jamais avant le premier stade Copépodite. Pendant les deux premières étapes larvaires (Métanauplius), l'organe est du type nauplien, formé de 3 ocelles simples juxtaposés.

C'est au cours de la mue du deuxième métanauplius que la métamorphose s'effectue brusquement. Le premier Copépodite qui en naît possède un œil qui a sa structure définitive (fig. 29).

Dans le cas des *Lernaeidae* et plus particulièrement des *Penella*, il faut signaler que seuls les individus trouvés libres, ou sur leur hôte intermédiaire, présentent de tels yeux. Les femelles ovigères, fixées sur l'hôte définitif sont tellement dégradées par le parasitisme que l'organe a complètement disparu.

Chez les *Pandarinae*, on remarque une légère transformation de l'appareil dioptrique cuticulaire pendant la dernière mue du *Chalimus*.

1. — Les yeux des Caliginae.

Ils ont été étudié indifféremment sur *Lepeophtheirus nordmanni* Milne Edwards, Caliginae Caligidae ecto-parasite du poisson lune ; sur les Copépodites et les adultes de *Caligus diaphanus* Nordmann, Caliginae, Caligidae, ectoparasite d'un assez grand nombre de poissons mais surtout de *Trigla corax*.

Il est situé sous la cuticule dorsale, au milieu du bouclier céphalo-thoracique, et il apparaît sous la forme de deux sphères noires (*OL*) surmontées chacune d'une cellule réfringente (*Cr*) légèrement excentrique (fig. 30) de telle sorte que les axes des deux ocelles sont latéro-dorsaux divergents. La chitine au-dessus de l'œil est différenciée en deux épaisissements cuticulaires symétriques (fig. 31, *LC*) translucides, séparés par une région granuleuse en forme de X. En vue ventrale on s'aperçoit que l'œil est légèrement antérieur par rapport à l'aplomb de la trompe buccale.

L'organe est contenu dans une petite cavité, sous l'hypoderme, entourée de tissus conjonctif (fig. 31, *Co*). Après isolement par dissection et dépigmentation, on voit qu'il est constitué de deux ocelles dorsaux, pairs (fig. 30, *OL*), et d'un troisième ocelle ventral (*OV*) qui forme un petit ovoïde.

Un nerf optique (*NO*) part d'un ganglion commissural situé entre les deux masses cérébroïdes et légèrement antérieur. Après un court trajet, le nerf pénètre par la face postérieure de l'œil, entre les 3 ocelles, où il se divise en 2 troncs latéro-dorsaux et 1 tronc ventral, qui sont respectivement destinés à chacun des 3 ocelles (fig. 31, *NO*).

Si l'on écrase l'œil, prélevé vivant, entre lame et lamelle, on fait

apparaître 2 pigments. Le premier disposé selon une couche externe est de couleur brun noir et présente tous les caractères des mélanines : insolubilité dans tous les solvants, décoloration par l'eau de brome, l'hypochlorite de sodium, l'acide chromique. Le second constitue une couche sous-jacente à la première. Il a tous les caractères des caroténoïdes ; il est rouge orangé, soluble dans l'alcool, il vire au brun noir avec le lugol, au bleu avec l'acide sulfurique, au vert avec l'acide nitrique.

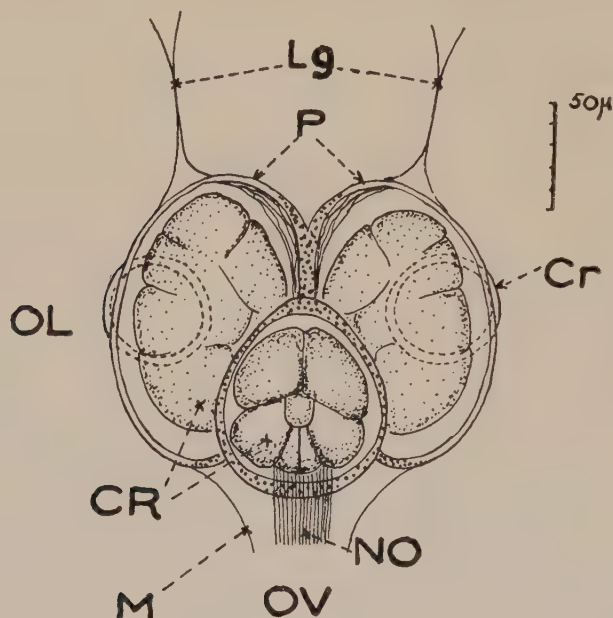


FIG. 30. — Œil de *Lepeophtheirus nordmannii* vu par sa face ventrale. *Cr* : cristallin ; *CR* : cellules rétiennes ; *Lg* : ligament suspenseur ; *M* : membrane ; *NO* : nerf optique ; *P* : pigment ; *CL*, *CV* : ocelles latéral et ventral.

a. — DESCRIPTION ET HISTOLOGIE DES OCELLES (fig. 30, 31, 32).

Les ocelles latéraux. — Chaque ocelle latéral est formé par une sphère pigmentaire creuse (*P*) de 130 de diamètre qui sertit une sphérule très réfringente : le *cristallin* (*Cr*). L'ensemble est entouré d'une fine membrane conjonctive (*M*). La sphère pigmentaire est constituée par deux couches syncytiales superposées. La première, la plus externe (*Pm*) est remplie de petits granules de mélanines qui masquent complètement le cytoplasme. On peut voir par places quelques noyaux aplatis, très chromatiques. La seconde double intérieurement la précédente (*Pc*).

Elle est plus épaisse au fond et s'amincit pour devenir presque invisible sur les bords, vers le cristallin. Le cytoplasme est finement granuleux et contient des sphérules lipidiques, parfaitement mises en évidence par l'acide osmique. Ce sont ces sphérules qui contiennent les caroténoïdes dissous. Les noyaux de cette couche sont rares et du même type que ceux du syncytium mélanique. Entre les sphères pigmentaires et les autres éléments de l'ocelle s'interpose une zone lamellaire peu épaisse (*Zl*) qui comprend 4 à 5 lamelles. Elle est parfaitement mise en évidence

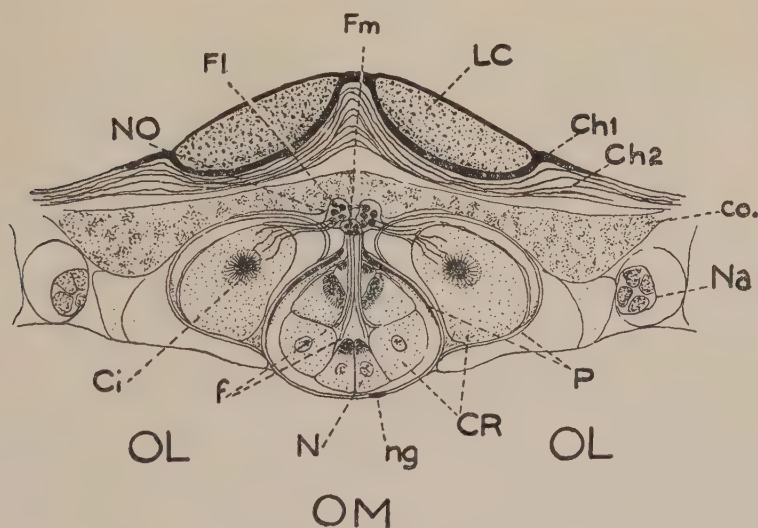


FIG. 31. — Coupe transversale au niveau des yeux chez *L. nordmannii* (la coupe est médiane pour l'ocelle ventral et tangentielle postérieure pour les latéro-dorsaux). *Ch1*, *Ch2* : chitine ; *Co* : conjonctif ; *Fm* : fibres nerveuses de l'ocelle médian ; *FI* : fibres de l'ocelle latéral ; *Na* : nerf antennaire ; *ng* : noyau de la gaine conjonctive ; pour les autres indications voir les figures précédentes.

par des fixations au Zenker, suivies d'une coloration soit au Mallory, soit à l'hématoxyline Prenant. Ces lamelles prennent naissance au point de pénétration des fibres nerveuses, et c'est le névrilemme de ces dernières qui concourt à leur formation.

La partie creuse de la sphère est occupée par 7 cellules rétiniennees (fig. 30, 31, 32, *CR*). Elles sont subégales, disposées en couronne sur une seule assise, et elles se dépriment pour constituer dans la région supérieure une cupule dans laquelle repose le cristallin. Chaque cellule est globuleuse. Elle contient dans sa partie inférieure, directement opposée au cristallin, un corps interne (*CI*). Celui-ci est en forme de cuilleron, bifide à une extrémité, avec sa face concave dirigée vers la partie supé-

rieure de la cellule. Tous les corps internes sont disposés selon une symétrie radiaire, et les extrémités bifides tendent à converger au pôle inférieur de l'ocelle.

Les corps internes contiennent une forte proportion de lipides susceptibles de se colorer par le bleu BZL, ou le noir soudan, ou encore d'être oxydés par l'acide osmique. La surface de chacun d'eux, en contact avec le cytoplasme est finement frangée alors que la région profonde est vitreuse et ne présente aucune structure visible.

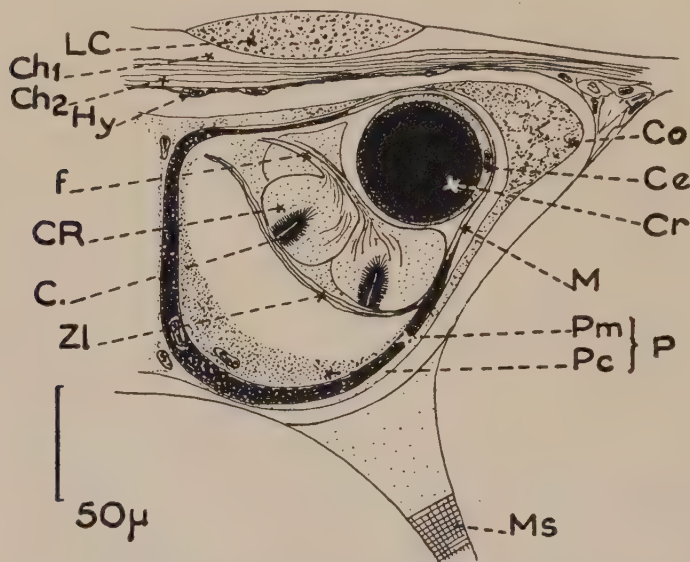


FIG. 32. — Coupe transversale d'un ocellé latéral de *L. nordmannii*.
Ms : muscles ; Pc : caroténoïdes ; Pm : mélanines.

Dans chaque cellule rétinienne, le cytoplasme est finement granuleux, un peu plus dense près du corps interne et autour du noyau (N). Ce dernier mesure environ $7\ \mu$ sur 6 , il est peu chromatique, mais contient un nucléole volumineux.

Le cristallin repose dans une coupe formée par la dépression de la face supérieure des cellules rétinienne. C'est une sphère transparente très réfringente qui mesure environ $40\ \mu$ de diamètre. Il est composé du cristallin proprement dit (fig. 32, Cr) et d'une cellule (Ce) qui forme une calotte très enveloppante dont la partie la plus épaisse est située au pôle supérieur. Le cristallin est composé d'une substance résistante, souple, très sidérophile et acidophile. La cellule qui le recouvre, et qui

l'a élaboré, contient un cytoplasme granuleux. Le noyau est petit, très aplati chromatique.

L'ocelle médian (fig. 30 et 31). — Il est situé ventralement entre les deux ocelles latéraux. Il est ovoïde et mesure environ 90 μ de long sur 75 de large et 70 de haut. Une coupe pigmentaire (*P*) le coiffe, l'enveloppe parfaitement, mais laisse cependant la face ventrale découverte. Il y a 7 cellules rétinienne dans l'ocelle.

On trouve dans la coupe pigmentaire deux couches de pigments superposés. La première, la plus externe, contient des mélanines ; la seconde des caroténoïdes. Les couches sont peu épaisses et chacune forme un syncytium dont les noyaux sont très petits et aplatis.

Entre la coupe pigmentaire et les éléments rétinien s'intercale une fine zone lamellaire.

Les 7 cellules rétinienne sont disposées de la manière suivante : 2 cellules antérieures qui sont symétriques contigües : 2 latéro-postérieures symétriques sont un peu moins volumineuses que les précédentes et sont séparées par une cellule impaire, médiane ; enfin les 2 cellules postérieures sont paires et contigües. De profil, on voit que les deux premières cellules constituent le pôle antérieur, que la deuxième paire est partiellement recouverte sur la face dorsale par la cellule médiane et la paire postérieure.

Au fond de chaque cellule rétinienne se trouve un corps interne dont la surface est finement frangée. Le noyau est situé au milieu de la cellule. Il est gros, bien nucléolé. Le cytoplasme est granuleux. Les phaosomes existent sous la forme de granules acidophiles plus ou moins groupés qui ponctuent le cytoplasme surtout à proximité du noyau (*Ph*). La gaine de l'ocelle est épaisse et l'on peut voir de place en place des petits noyaux aplatis (*ng*).

b. — INNERVATION DE L'ŒIL (fig. 31).

Entre les masses ganglionnaires, qui correspondent aux ganglions cérébroïdes, se trouve un ganglion impair. Il forme une longue saillie oblongue en avant du cerveau. Ce massif nerveux est un ganglion optique d'où part vers l'avant le nerf optique. Ce dernier forme 3 faisceaux : 2 latéro-dorsaux (*Fl*) et un médio-ventral (*Fm*). Ils pénètrent dans l'œil entre les 3 ocelles. Les faisceaux sont constitués de 6 fibres pour les

ocelles latéraux et de 7 pour l'ocelle médian (*f*). Dans chaque ocelle latéral, les fibres passent entre le cristallin et le massif rétinien (fig. 33). Chacune d'elle pénètre dans la cellule respective par la face supérieure. Pour l'ocelle médian, les fibres passent pour la plupart entre les cellules rétiniennes et pénètrent dans les cellules par la face opposée ou latéral par rapport au corps interne (fig. 31).

En arrivant dans l'ocelle, les fibres se séparent de leur névrilemme qui contribue à former la zone lamellaire. A l'intérieur de chaque cellule, les neurofibrilles se séparent et vont s'étaler en éventail sur le corps interne. Elles y pénètrent en passant entre les franges superficielles, s'épaississent en bâtonnets et chacune émet un prolongement filiforme terminé par un granule vésiculeux dans la masse amorphe du corps interne.

c. — LES ANNEXES DE L'ŒIL, LES APPAREILS DIOPTRIQUES.

La membrane de chaque ocelle qui provient de l'enveloppe du cerveau, se décolle à l'avant pour former un ligament suspenseur. Celui-ci se soude à l'hypoderme dorsal (fig. 30, *lg*). En outre, l'œil est isolé par une membrane d'origine conjonctive. Celle-ci est reliée latéralement à l'hypoderme et reçoit sur ses bords latéro-ventraux, et symétriquement, des insertions musculaires.

La cuticule située immédiatement au-dessus de l'œil se divise en deux couches : l'une, stratifiée, possède des affinités tinctoriales comparables à celles de la chitine, et se colore en vert par le mélange de Prenant. La seconde, supérieure, ne présente pas de structure visible, elle est éosinophile, et à l'aplomb de chaque ocelle dorsal, elle limite une lentille. Celle-ci mesure 60 μ de diamètre. Elle est formée d'une substance granuleuse, translucide, un peu réfringente sur le vivant, mais grise et sans affinités tinctoriales particulières après les fixations et les colorations. Sur le vivant la cuticule inter-lenticulaire est vivement colorée en rouge par des caroténoïdes. Ces lentilles sont des appareils indépendants de l'œil et sont sécrétées secondairement par l'hypoderme. Le premier Copépodite n'en possède jamais.

2. — Les yeux des Lernaeidae.

Nous l'avons étudié sur des Copépodites des *Chalimus*, et des individus matures de *Penella varians* Steenstrup et Lutken et *Penella species*

Hamon, Lernaenae, Lernaenidae, Lernaeniforme. Il ne présente pas de différence essentielle avec celui des Caligidac, excepté l'absence d'appareils cuticulaires.

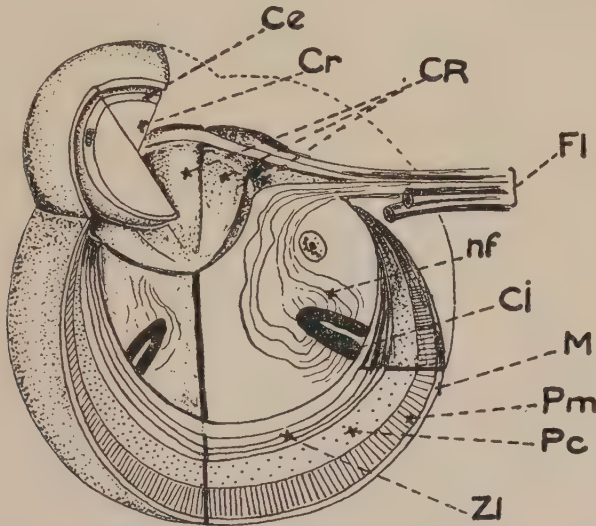


FIG. 33. — Représentation schématique d'un ocellé latéral de Caligidac. *Ce* : cellule cristallinogène ; *Ci* : corps interne ; *Cr* : cristallin ; *CR* : cellules rétinienncs ; *FI* : faisceau de fibres nerveuses ; *M* : membrane de l'ocellé ; *nf* : neurofibrilles ; *Pc* : pigments caroténoïdes ; *Pm* : pigments mélaniques ; *ZI* : zone lamellaire.

3. — Les yeux des Pandarinae.

Les Pandarinae constituent une famille très hétérorène qui mérite d'être systématiquement redécrite. Beaucoup de genres semblent correspondre à des formes larvaires qui reprendront leur place normale lorsque leur biologie sera mieux connue.

a. — L'ŒIL DE PANDARUS.

Chez *Pandarus*, l'œil est comparable à celui des Caliginac. Cependant chez l'adulte les épaississements chitineux dorsaux se présentent simplement comme une petite dépression dans la chitine sans formation lenticulaire. Par contre les jeunes *Chalimus*, et les immatures possèdent une paire de lentilles dorsales constituées par la séparation de l'hypoderme et de la chitine. L'espace ainsi formé contient un liquide hyalin, très réfringent. L'appareil est comparable à celui des Sapphirines, mais il disparaît chez l'adulte.

Certaines formes larvaires, classées dans les genres *Nogaus* Leach, *Nogagus* Milne-Edwards, *Nogagella* Rose, présentent un œil légèrement différent. Chez ce dernier, la sphère cristallinienne n'existe pas, mais on remarque tout de même une croissance hypertrophique des ocelles latéraux par rapport au médian, ainsi que la formation de lentilles dorsales constituées comme celles des jeunes *Pandarus* (fig. 34).

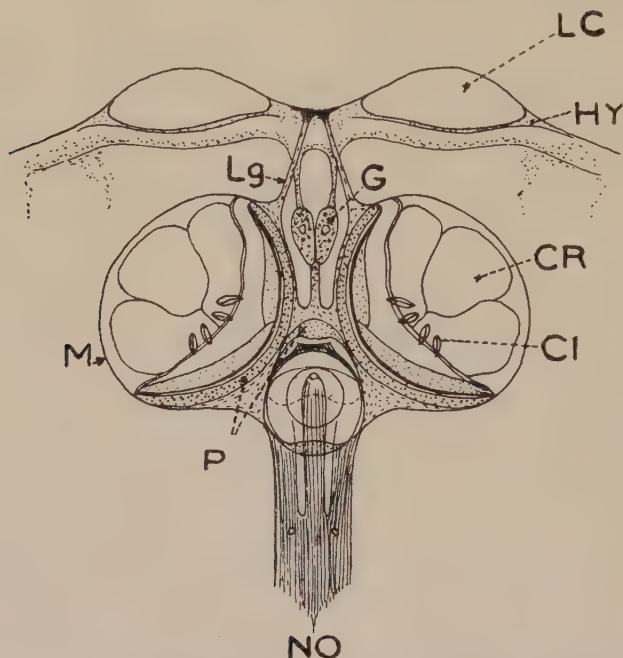


FIG. 34. — Vue dorsale sur le vivant des yeux de *Nesippus borealis*. CP : coupe pigmentaire ; Cr : cristallin ; GG : ganglions cérébroïdes ; GO : ganglion optique ; Lf : lentilles frontales.

b. — L'ŒIL DE NESIPPUS BOREALIS STEENSTRUP et LUTKEN.

C'est une forme extrêmement intéressante. L'œil se compose toujours de 3 ocelles. Les 2 latéraux ont évolué comme ceux des Sapphirines, et l'on trouve des cellules rétinienne enfermées dans un tube pigmentaire de mélanines. Mais, la cellule cristallinienne a fait place à une lentille où l'on reconnaît encore la forme de la vacuole (Cr) et d'une zone périphérique cristallogène (fig. 35). En outre elle est soudée à une lentille cuticulaire frontale stratifiée qui a fait une forte saillie. Nous avons là un ensemble dioptrique chitinoïde bien individualisé.

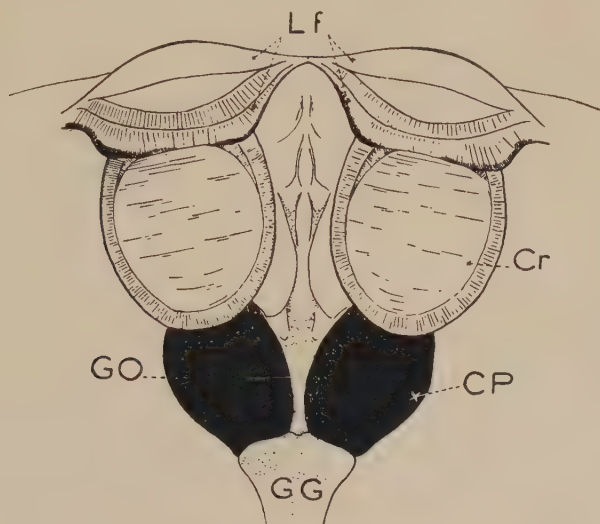


FIG. 35. — Œil de *Nogagella siphonophorae* (vue dorsale sur le vivant). *Ci* : corps internes ; *CR* : cellules rétiennes ; *G* : massif glandulaire ; *HY* : hypoderme ; *LC* : lentilles frontales ; *Lg* : ligament suspenseur ; *M* : membrane de l'ocelle ; *NO* : nerf optique ; *P* : pigment.

4. — Interprétation.

Dans le cas des Copépodes parasites, l'œil est facile à interpréter. Nous avons une évolution, à partir de l'ocelle nauplien, comparable à celle de l'œil des mâles de *Copilia*. Les ocelles sont restés plus globuleux, ils présentent une orientation plus dorsale, et la cellule cristallinienne est devenue cristallogène, dans un sens comparable à celle de l'ocelle médian de *Centropages typicus*. Il semble dans le cas des Copépodes parasites que l'œil soit définitivement fixé dans un type morphologique spécifique. Cependant chez certaines espèces, on constate une évolution plus poussée semblable à celle des Sapphirines, avec formation d'appareils optiques importants (*Nesippus*). Enfin, on remarque la possibilité d'apparition de lentilles cuticulaires, ou leur disparition, en fonction d'un état physiologique défini. Cet état est peut-être en rapport avec le degré de parasitisme du Copépode.

D. — Les yeux des Pontellides.

Les Pontellides sont représentés en Méditerranée par les genres *Anomalocera* Templeton, *Labidocera* Lubbock, *Pontellopsis* Brady et *Pontella* Dana.

Les espèces rencontrées le plus fréquemment sont *Anomalocera patersoni* Templeton, et *Labidocera wollastoni* Lubbock, surtout en été et en surface. La femelle de *Pontellopsis regalis* Dana est très rare. Quant à *Pontella*, nous ne l'avons jamais trouvée.

1. — Généralités.

Ce sont de gros Copépodes colorés en brun, vert ou bleu par des Caroténoïdes protides qui se trouvent dans la cuticule. Ils possèdent des ocelles complexes, séparés dans un même plan transversal (fig. 36). Celui-ci passe dans la région antérieure de la tête, sous le rostre.

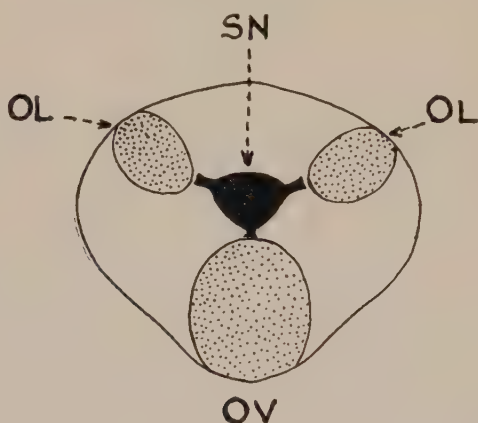


FIG. 36. — Représentation schématique du complexe oculaire des *Pontellidae* (vue frontale).
OL, OV : ocelles latéraux et frontal ; SN : système nerveux.

Deux ocelles sont pairs et symétriques. Situés près de la face dorsale de la tête, ils peuvent apparaître sous la forme de petites lentilles cuticulaires très réfringentes. Ces dernières n'existent pas chez *Pontellopsis regalis* : il y en a une par ocelle chez *Labidocera wollastoni* et 2 par ocelle chez *Anomalocera patersoni*.

Le troisième ocelle est médian. Son axe fait un angle d'environ 30° avec l'axe sagittal du Copépode. Il est plus ou moins volumineux et il forme sous le rostre une saillie ventrale précédée d'une formation lenticulaire très réfringente. Cette lentille très importante chez la femelle de *P. regalis* et chez les mâles d'*A. patersoni* et de *L. wollastoni* est réduite chez les femelles de ces deux dernières espèces, à un léger épaissement chitineux réfringent.

Ces Copépodes sont trop épais et opaques pour permettre l'observation sur le vivant. Seules des dissections et des coupes sériées permettent une étude précise de la structure de leurs yeux.

2. — Description de l'ocelle médian.

a. — MORPHOLOGIE.

Chez la femelle de *Pontellopsis regalis* (Photos 3, 4). — De forme tronconique, il est très volumineux et mesure $222\ \mu$ de long sur $120\ \mu$ dans son plus grand diamètre (fig. 37). Sa base est occupée par une très grosse lentille (*L*) qui émerge très peu de l'animal, et représente plus de

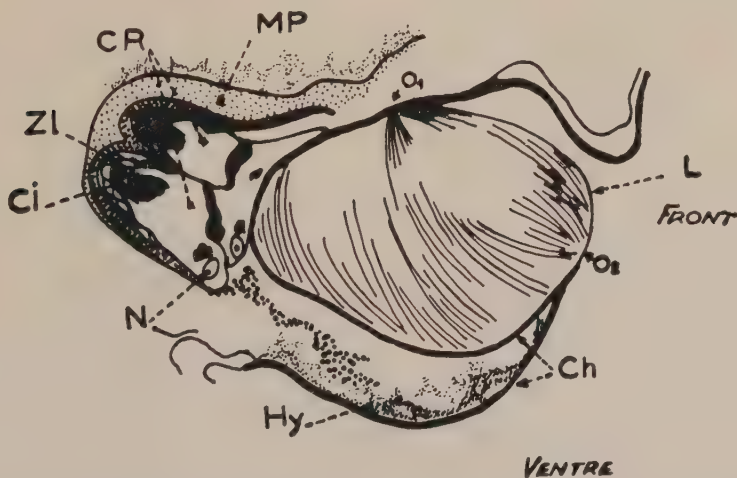


FIG. 37. — Coupe sagittale de l'ocelle médian de *Pontellopsis regalis*. Ch : chitine ; CI : corps interne ; CR : cellules rétiniennees ; Hy : hypoderme ; L : lentille frontale ; MP : manchon pigmentaire ; O1, O2 : origine des strates formant la lentille ; ZI : zone lamellaire.

la moitié du volume total de l'ocelle. Cette lentille, comparable à un cristallin, a sa région postérieure coiffée d'un massif cellulaire rétinien.

L'ocelle est enfermé dans un manchon pigmentaire (*MP*) brun sombre qui ne laisse découvert qu'une petite calotte antérieure du cristallin.

La lentille est un ovoïde plus large dans sa région antérieure. Elle mesure $145\ \mu$ de long sur 120 de diamètre dans sa plus grande section (fig. 37). Elle est constituée d'une substance de grande réfringence sur le vivant, disposée en couches superposées et qui se colore en orange par le mélange de Mallory. Les strates ont pour origine deux centres O1

et O2 diamétralement opposés et situés sur les limites frontales et dorsales de la lentille. La nature des substances chimiques qui la constituent n'a pas été déterminée. Les réactions tinctoriales ne sont cependant pas celles de la chitine. Entre les stries se trouvent des granulations très réfringentes, lumineuses à l'observation sur fond noir, mais dont on ne peut affirmer la nature cristalline ou colloïdale.

Une mince couche de chitine (*Ch*) entoure le cristallin et se teinte vivement en bleu après le Mallory.

Le *massif rétinien* se compose de 6 cellules rétinienne (*CR*) qui surmontent le cristallin (fig. 37), 3 cellules forment un groupe antérieur (fig. 38 *a*, *b*, *c*, *A1*, *A2*, *A3*), partiellement recouvert par les 3 cellules du groupe postérieur (fig. 38, *P1*, *P2*, *P3*).

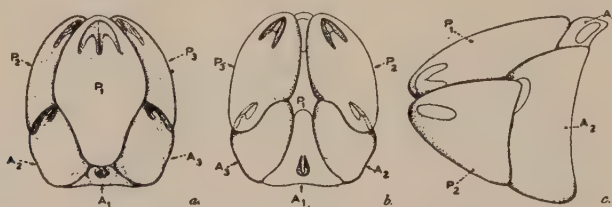


FIG. 38. — Massif rétinien de l'ocelle médian de *P. regalis*. *a* : vue dorsale ; *b* : vue ventrale ; *c* : vue latérale. *A1*, *A2*, *A3* : cellules antérieures ; *P1*, *P2*, *P3* : cellules postérieures.

Le groupe antérieur est constitué d'une cellule médiane (*A1*) fortement comprimée entre les deux éléments latéraux symétriques (*A2*, *A3*). Cette cellule centrale émerge légèrement sur la face dorsale de l'ocelle et s'applique contre la calotte postérieure de la lentille. Les cellules latérales, disposées de part et d'autre de la cellule centrale sont partiellement recouvertes par les éléments du groupe postérieur.

Ce dernier (fig. 38, *a*, *b*, *c*) est formé par une cellule dorsale très grosse (*P1*) et deux cellules latéro-ventrales un peu moins volumineuses (*P2*-*P3*). Les limites de ces trois éléments font entre elles un angle de 120°.

Les cellules rétinienne sont orientées (fig. 37), et la région la plus proche du cristallin doit être considérée comme antérieure. Elle contient toujours le noyau (*N*). La région postérieure contient le corps interne (*CI*).

Le *manchon pigmentaire* (fig. 37, *NP*) est de couleur brun sombre sur le vivant. Il forme un capuchon sur le massif rétinien et s'étend tout

autour de la lentille, mais plus particulièrement sur la face dorsale de l'ocelle. Si l'on déchire cette gaine, on met en évidence une couche pigmentaire sous-jacente route vif.

Les coupes sérieées permettent de reconnaître deux régions bien individualisées, superposées (fig. 41) : l'une forme la couche superficielle (CPI) qui après les fixations a une couleur jaune paille ; l'autre forme une couche inférieure, plus étroite, complètement incolore après les fixations (CP2).

La zone lamellaire (Z1) est une région intercalaire placée entre les cellules rétinienne et le massif pigmentaire. Elle est formée de lamelles superposées assez nombreuses.

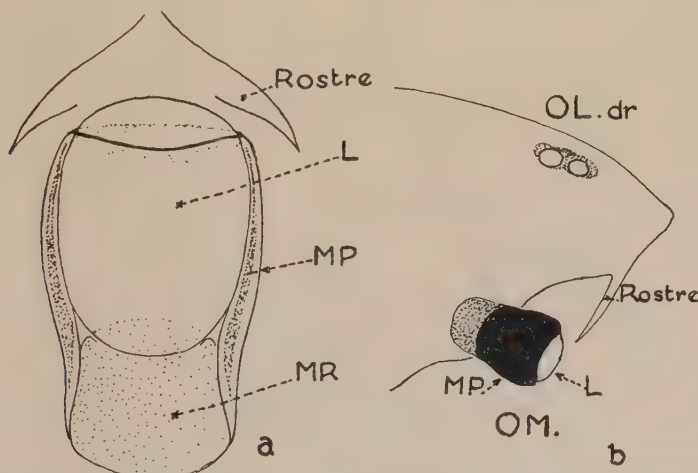


FIG. 39. — Ocelles d'*Anomalocera patersoni* (mâle). *a* : vue dorsale de l'ocelle médian après dépigmentation par l'alcool ; *b* : ocelle médian et l'un des ocelles latéraux en place chez un individu. *L* : lentille frontale ; *MP* : manchon pigmentaire ; *MR* : massif rétinien ; *OLdr* : ocelle latéral droit ; *OM* : ocelle médian.

Chez *Anomalocera patersoni* (Photo 5). — On constate chez cette espèce un dimorphisme sexuel sensible. L'ocelle du mâle est proéminent, nettement visible sous le rostre de l'animal (fig. 39). L'ocelle de la femelle est visible sous la forme d'une petite lentille réfringente (fig. 40, *L*).

a. — L'ocelle du mâle (fig. 39) ressemble à celui de *P. regalis*. Il comprend un cristallin volumineux, un massif rétinien dont les 6 cellules sont réparties en deux groupes de 3. Un groupe postérieur tend à recouvrir le groupe antérieur qui est appliqué contre la lentille. L'ensemble est enfermé dans une coiffe pigmentaire simple, colorée en bleu-

noir, qui ne laisse libre qu'une petite calotte cristalline antérieure. Entre les cellules rétiniennees et le syncytium pigmentaire se retrouve une zone lamellaire.

b. — L'ocelle de la femelle (fig. 40) diffère de celui du mâle uniquement par la forme et la taille du cristallin. Celui-ci fait une légère saillie sous le rostre et les coupes sériées montrent qu'il est constitué par des épaisissements chitineux superposés. La chitine à ce niveau n'est pas colorée et très réfringente sur l'animal vivant.

Le massif rétinien est formé par deux groupes de 3 cellules. Il est recouvert d'un syncytium pigmentaire cupuliforme bleu-noir. On reconnaît également une zone lamellaire.

Chez *Labidocera wollastoni*. — Nous retrouvons le dimorphisme sexuel et un ocellé comparable en tout point à celui d'*A. Patersoni*.

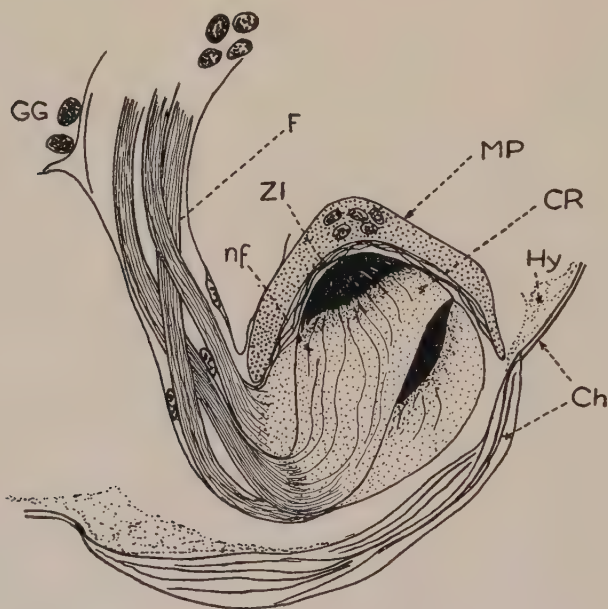


FIG. 40. — Coupe sagittale de l'ocelle médian de la femelle d'*A. patersoni*.

b. — HISTOLOGIE.

Des cellules rétiniennees (fig. 37, *CR*). — Quelle que soit l'espèce, les caractères histologiques des cellules rétiniennees sont les mêmes.

Le noyau est gros, ovoïde. Il contient un nucléole acidophile important. Sa chromatine est réticulée. Sa membrane est épaisse.

Le cytoplasme, acidophile, est finement granuleux. A proximité du noyau, dans la région antérieure de la cellule, il contient des phaosomes, vitreux, fuchsinophiles, sans structure apparente. Ces corpuscules (*Ph*) ont des formes de sphérules, copeaux ou rubans plus ou moins verruqueux, dans les cellules rétinienne de *P. regalis* (fig. 41). Ils ont des formes de languettes, de granules ou de spicules chez *A. patersoni* et *L. wollastoni*.

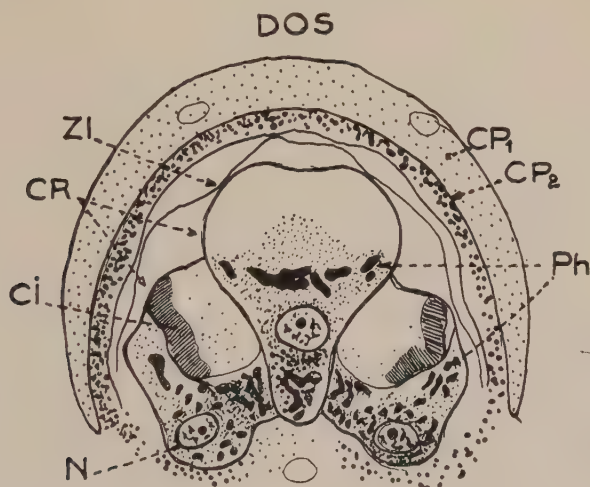


FIG. 41. — Coupe transversale de l'ocelle médian de *P. regalis*. La coupe passe au niveau des noyaux et phaosomes des 3 cellules rétinienne postérieures. *CI* : corps interne de cellule rétinienne antérieure. *CPI*, *CP2* : pigments mélaniques (1), pigments caroténoïdes (2); *CR* : cellules rétinienne postérieures; *N* : noyau de cellule rétinienne; *Ph* : phaosomes; *ZI* : zone lamellaire.

Au fond de chaque cellule se trouve un corps interne (*CI*) qui prend une forme variable selon la position de la cellule dans l'ocelle et quelquefois selon l'espèce étudiée.

Chez *A. patersoni* et *L. wollastoni*, ce sont des petites masses discoïdales qui tapissent tout le fond de la cellule. Le disque est très important pour la cellule médio-postérieure qui tend à une symétrie radiaire.

Chez *P. regalis*, les corps internes sont généralement en forme de cuilleron bifide avec leur concavité dirigée vers la lentille, exception faite pour les deux cellules médianes (fig. 38, *a*, *b*, *c*). Le corps interne de la cellule médiane antérieure forme un bâtonnet vertical cannelé

(fig. 38, *b*). Le corps interne de la cellule médiane postérieure a une base discoïdale et s'épanouit en 6 branches divergentes égales ; la symétrie radiaire est encore très nette dans ce cas. Chacune des branches présente une section qui rappelle la forme d'un cœur et montre une cannelure axiale (fig. 42).

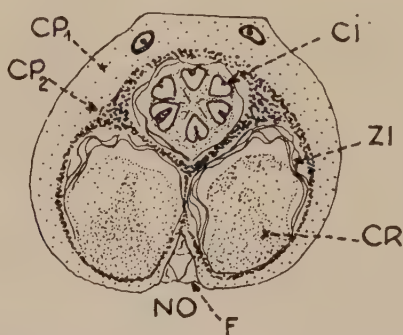


FIG. 42. — Coupe passant par l'extrémité antérieure du corps interne de la cellule rétinienne médio-postérieure chez *P. regalis* ; *F* : fibres nerveuses.

La nature des corps internes correspond à ce que nous savons déjà. Ils sont formés d'une substance vitreuse, se colorant par la fuchsine acide du mélange de Volkonsky ou à l'Altmann, à condition que le fixateur cytologique ne contienne pas d'acide osmique, car ils sont réducteurs. Après une coloration par le triple mélange de Mallory, ils se colorent par l'orange C, ce qui les distingue des phaosomes qui, avec la même technique ont beaucoup plus d'affinité pour la fuchsine acide. Ils se colorent faiblement par l'éosine du mélange de Prenant. Enfin ils contiennent une forte proportion de lipides qui fixent le bleu BZL, le noir soudan et l'écarlate cerol.

La partie profonde du corps interne ne présente aucune structure visible, par contre la surface est finement frangée et le cytoplasme à ce niveau finement granuleux et acidophile fortement coloré par l'éosine en particulier.

Les manchons pigmentaires. — Dans les trois espèces étudiées, la ou les coupes pigmentaires sont toujours formées par un syncytium.

Chez *Pontellopsis regalis* (fig. 37-41-42) on trouve deux gaines superposées. La plus interne (*CPI*) est peu épaisse, le cytoplasme finement granuleux contient de nombreuses sphérules lipidiques qui représentent le substrat des pigments caroténoïdes dissous. Ceux-ci peuvent être

mis en évidence sur l'animal vivant par écrasement de l'ocelle et caractérisés avec du lugol ou les acides sulfurique ou nitrique.

La couche externe (CP2) est très épaisse. Un cytoplasme très dense contient de nombreuses petites plaquettes qui donnent à l'ensemble un aspect fibrillaire. Ces plaquettes, brunes sur l'animal vivant deviennent jaune après les fixations et conservent cette couleur, sauf si l'on fait agir de l'hypochlorite de sodium ou de l'eau bromée qui les décolorent. Cette résistance aux agents chimiques nous laisse supposer qu'il s'agit de mélanines ou plutôt de promélanines. En outre, elles montrent une forte réfringence en examen sur fond noir.

Chez *Anomalocera patersoni* (fig. 40) et *Labidocera wollastoni*, on ne trouve qu'une seule couche syncytiale de pigments, que ce soit chez le mâle ou la femelle. Le cytoplasme est très granuleux et les pigments caroténoïdes sont dissous dans des petits globules lipidiques. En surface, cependant, se différencient des caroténoïdes protides bleu-noir très sombres que l'on peut caractériser par virage au rouge, soit avec de l'alcool, soit avec un peu d'eau chaude.

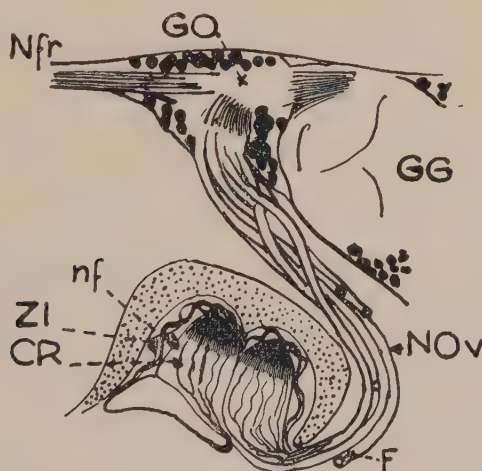


FIG. 43. — Innervation de l'ocelle médian d'*Anomalocera patersoni*. GG : ganglion cérébroïde ; GO : ganglion optique ; nf : neurofibres ; Nfr : nerf frontal ; NOV : nerf optique ventral.

c. — INNERVATION DE L'OCHELLE (fig. 43).

Dans les trois espèces, chez le mâle ou la femelle, l'appareil d'innervation est simple. Le ganglion céphalique présente dans sa région antérieure un lobe impair médian : le *ganglion optique* (G.O.). De la face

dorsale de ce dernier partent des nerfs qui se dirigent vers les yeux latéro-dorsaux, vers les organes sensoriels du front, et du rostre (*N/r*). De la face ventrale part un nerf optique qui tend à se diriger vers l'arrière de l'animal, puis contourne l'ocelle médian dans le plan sagittal de l'organe, passe sur sa face ventrale, et y pénètre par la région antérieure (*NOv*).

Le nerf optique ventral est composé de 6 faisceaux (*F*) torsadés de neurofibrilles. Il y a donc un faisceau par cellule rétinienne. Chacun d'eux au contact de la cellule dans laquelle il va pénétrer, se sépare de son névrilemme lequel va concourir à former la zone lamellaire.

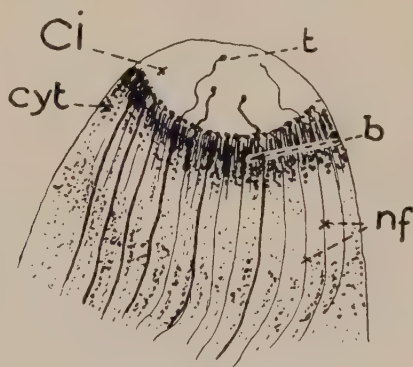


FIG. 44. — Pénétration des neurofibrilles dans le corps interne (cellule rétinienne d'*A. patersoni*). *b* : épaississement de la neurofibrille ; *CI* : corps interne ; *Cyt* : cytoplasme granuleux ; *nf* : neurofibrilles ; *t* : granulation terminale.

Après l'entrée dans la cellule, les neurofibrilles qui étaient groupées se séparent et deviennent visibles individuellement. Elles se dirigent vers le corps interne, au fond de la cellule, et s'évalent en éventail dans le cytoplasme. Celui-ci sur leur parcours devient de plus en plus granuleux, particulièrement à proximité du corps interne. Le long de leur trajet, les fibrilles peuvent émettre quelques rameaux terminés généralement par un bouton auréolé d'une zone claire. Avant d'arriver au niveau des corps internes, les fibres s'épaississent en bâtonnets (fig. 44 *b*). Cette structure pourrait laisser supposer que la neurofibrille s'arrête à ce niveau, en réalité il s'agit d'une pseudo-terminaison et la fibrille se prolonge par un filament très fin (*f*) difficile à discerner, qui passe dans la bordure frangée du corps interne, s'y enfonce, le contourne parfois et se termine par un petit granule légèrement vésiculeux.

3. — Description des ocelles latéraux.

a. — CHEZ ANOMALOCERA PATERSONI.

Il y a deux ocelles latéraux qui se signalent par 4 lentilles cuticulaires externes, très réfringentes, disposées par paires symétriques sur les faces latéro-dorsales de la tête.

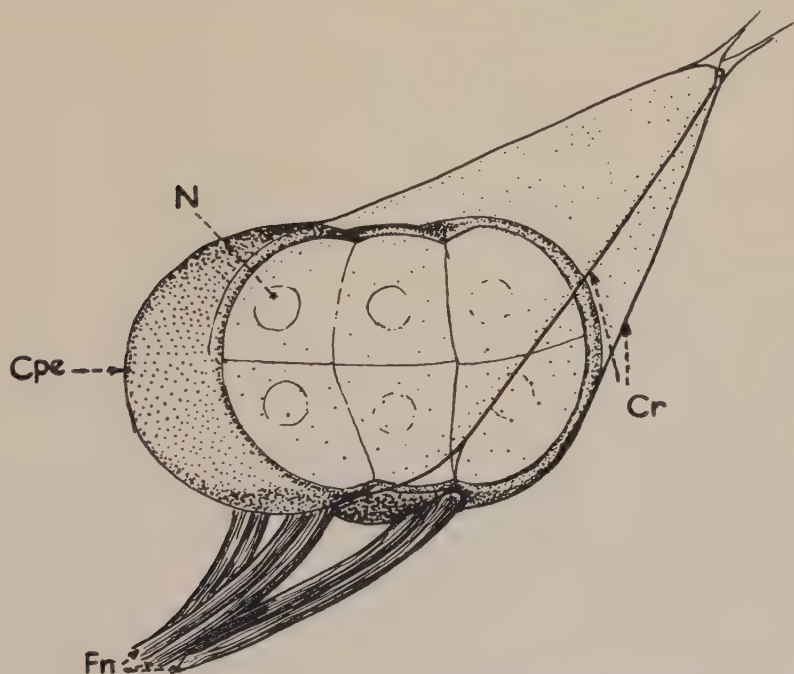


FIG. 45. — Représentation schématique (perspective cavalière) d'un ocelle latéral d'un *Pontellidae*. *Cr* : vésicules cristalliniennes ; *Cpe* : coupes pigmentaires ; *Fn* : fibres nerveuses ; *N* : noyau de cellule rétinienne.

Les lentilles sont transparentes, et sous chaque paire, sur l'animal vivant, on voit le massif ocellaire pigmenté en bleu noir avec des reflets rouges. Entre les lentilles et la région pigmentée s'interpose un cône hyalin réfringent.

L'ocelle est trilobé avec deux lobes dorsaux et un lobe ventral (fig. 45). Les dépigmentations, déshydratations, suivies d'un éclaircissement au salicylate de sodium, ainsi que les coupes histologiques sont nécessaires pour permettre des observations plus précises.

Morphologie et histologie. — Le massif trilobé est constitué par un syncytium pigmentaire qui forme 3 cupules ouvertes vers les lentilles. Les noyaux sont très petits, très chromatiques (fig. 46-47), visibles surtout dans la région inférieure de la cupule centrale (*np*). Le cytoplasme est très granuleux. Il contient des sphérules riches en lipides, mais qui résistent partiellement aux réactifs histologiques courants, chargés de caroténoïdes rouge-orange dissous. En surface, on peut distinguer une différenciation de caroténoïdes-protides qui forment une couche plus ou moins pavimenteuse.

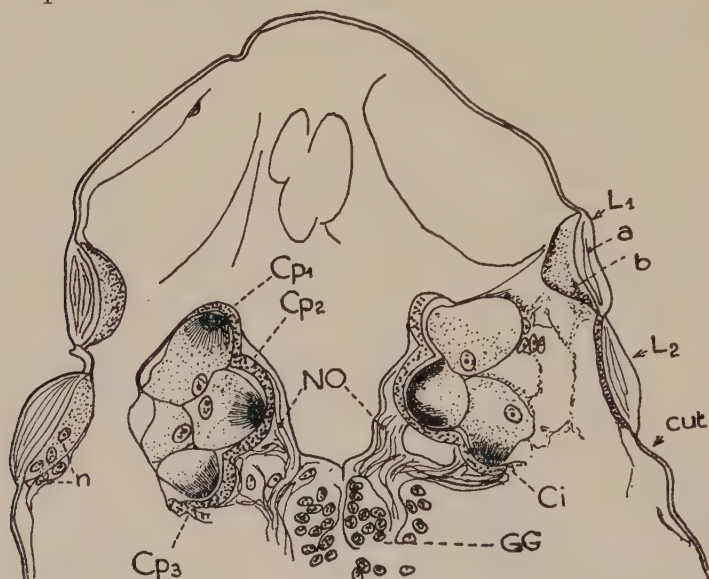


FIG. 43. — Coupe d'*Anomalocera patersoni* au niveau des yeux latéraux. *Ci* : corps interne ; *cut* : cuticule ; *Cp1*, *Cp2*, *Cp3* : lobes pigmentaires ; *L1*, *L2* : lentilles cuticulaires (*a* : région stratifiée ; *b* : partie vitreuse non stratifiée) ; *n* : noyaux de l'hypoderme ; *NO* : nerf optique.

Chaque cupule contient deux cellules rétiniennees superposées. Le fond de chaque cellule est occupé par un corps interne, plus ou moins volumineux, qui présente généralement deux branches épaisses (fig. 47). La région antérieure de la cellule rétinienne contient un noyau volumineux peu chromatique, bien nucléolé, dans un cytoplasme granuleux et chargé de phaosomes de forme imprécise, mais le plus souvent en spicules ou petites languettes fuchsinophiles. Le reste du cytoplasme est finement granuleux, peu colorable sauf au niveau du corps interne où l'on remarque de nombreux granules acidophiles particulièrement colorables par l'éosine surtout autour des terminaisons neurofibrillaires.

La surface du corps interne, finement frangée, reçoit les terminaisons épaissies des neurofibrilles. La masse profonde ne présente pas de structure visible, tout au moins en microscopie optique. Entre les cellules rétinienne et la cupule pigmentaire se situe une zone lamellaire.

Les deux cellules rétinienne sont surmontées d'une cellule finement granuleuse conique dont le sommet vient s'attacher à l'hypoderme

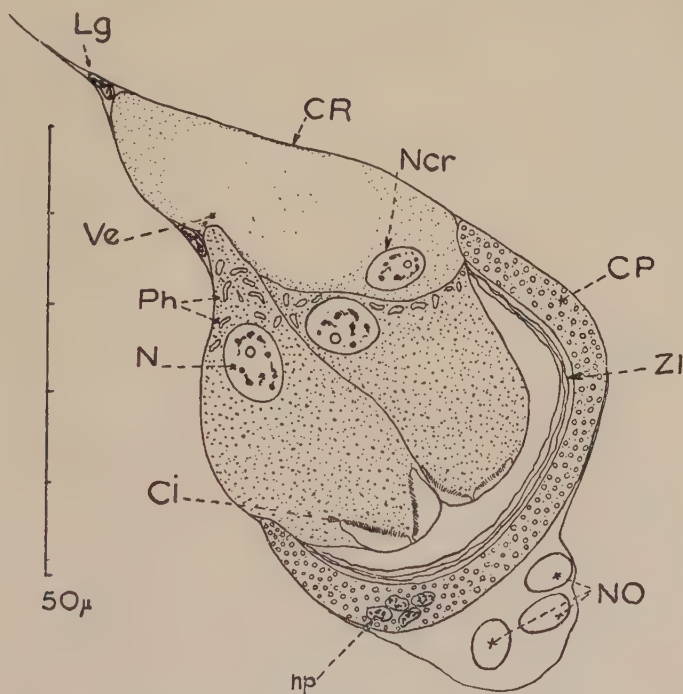


FIG. 47. — Coupe d'un lobe de l'ocelle latéral d'*A. patersoni*. Ci : corps interne; CP : coupe pigmentaire; CR : cristallin; Lg : ligament suspenseur; N : noyau de cellule rétinienne; NO : nerf optique; np : noyaux de la coupe pigmentaire; Ncr : noyau de cellule cristallienne; Ph : phaosomes; Ve : vacuole; Zl : zone lamellaire.

qui entoure les lentilles cuticulaires, par l'intermédiaire d'un petit ligament conjonctif. Le noyau de cette cellule légèrement moins volumineux que ceux des cellules rétiniennes, est du même type. Au centre de cette cellule se trouve une grosse vacuole hyaline. Il y a donc 3 cellules hyalines par ocelle et ce sont elles qui s'interposent entre le massif rétinien de l'ocelle et l'appareil dioptrique cuticulaire. Elles peuvent s'interpréter comme formant un cristallin.

L'ocelle tout entier est entouré d'une membrane conjonctive dont on voit les petits noyaux aplatis et chromophiles par place, en parti-

culier au sommet du cône. A ce niveau la membrane se décolle pour former le *ligament suspenseur* (fig. 47).

Les lentilles cuticulaires (fig. 46). — Il y a deux lentilles latéro-dorsales juxtaposées pour un ocelle. Elles sont biconcaves et leur calotte sphérique externe émerge de l'animal.

On y distingue deux parties sub-égales. La région supérieure externe, prolonge la cuticule chitineuse et présente les mêmes affinités tinctoriales que cette dernière. Elle est formée de couches superposées qui constituent des strates très nettes. Il semble qu'il y a donc eu dépôt successif

DOS

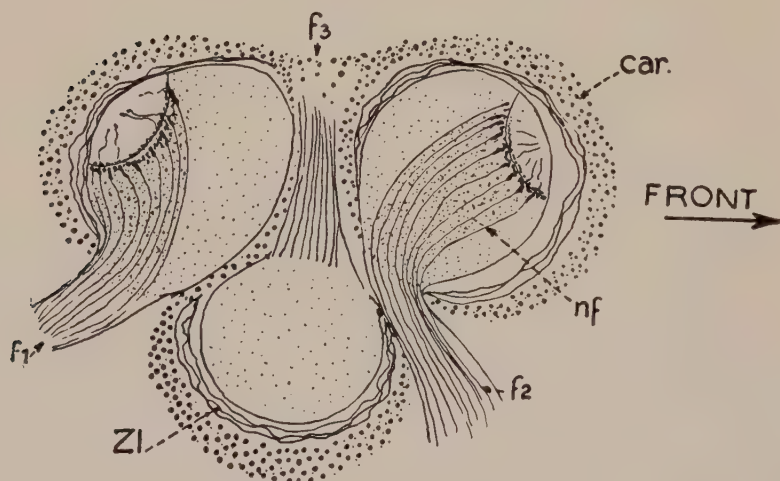


FIG. 48. — Innervation des ocelles latéraux chez les Pontellides (*A. patersoni*).
car : caréténoïdes ; f1, f2, f3 : fibres nerveuses ; nf : neurofibrilles ; Zl : zone lamellaire.

de chitine au cours de la croissance et des mues de l'animal. La région interne a des affinités tinctoriales, à tendance acidophile moins précise. Elle est bordée par un hypoderme compact et semble en voie d'élaboration. La substance qui la compose n'a pas de structure définie, mais a un aspect vitreux, translucide après fixation et coloration.

Innervation (fig. 48). — Le ganglion optique impair se trouve presque au niveau des ocelles et émet des nerfs dont une partie se dirige vers les organes sensoriels frontaux, mais dont la plupart sont destinés,

comme nous l'avons vu (fig. 37) aux ocelles. Pour chaque ocelle latéral, il y a 6 fibres nerveuses groupées par paires, destinées aux 6 cellules rétinienne. Les 3 faisceaux ainsi formés se séparent à la base du massif pigmentaire. L'un va contourner la face interne de l'ocelle, passera entre les deux lobes latéraux, et innervera les cellules du lobe médian (fig. 48). Les deux autres sont destinés aux cellules des deux autres lobes et y pénètrent latéralement. L'entrée de chaque fibre dans la cellule rétinienne correspondante, la formation de la zone lamellaire ainsi que l'épanouissement des neurofibrilles dans le cytoplasme, sont comparables à ce que nous savons déjà.

La membrane du ganglion optique se continue autour du nerf optique pour former la plus grande partie de l'enveloppe conjonctive de l'ocelle.

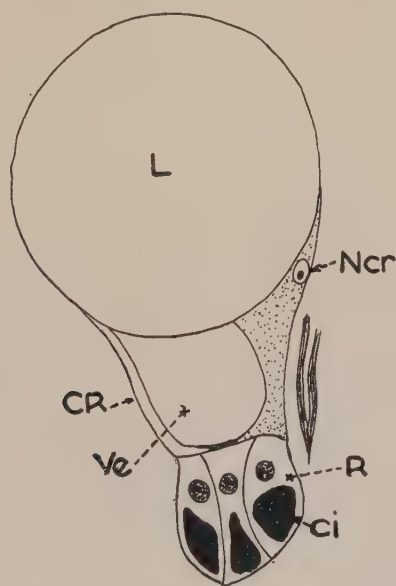


FIG. 49. — Coupe longitudinale d'un ocelle latéral de *Labidocera wollastoni* (d'après une photographie de FRIEDRICH).

b. — CHEZ LABIDOCERA WOLLASTONI.

Nous retrouvons une organisation semblable des yeux latéraux chez le mâle et chez la femelle. Cependant il n'existe par ocelle qu'une seule lentille cuticulaire. Il faut remarquer en outre la disposition particulière et bien étagée des trois parties constitutives de l'organe : *lentille cuticulaire*, *cristallin* et *massif rétinopigmentaire*, nettement visibles sur une

coupe frontale de l'animal (qui constitue une coupe longitudinale de l'ocelle fig. 49, effectuée selon une microphotographie de FRIEDRICH).

c. — CHEZ PONTELLOPSIS REGALIS.

Chez la femelle de cette espèce, les lentilles cuticulaires n'existent pas et chaque ocelle se présente comme un petit massif cellulaire pigmenté où l'on retrouve une gaine pigmentaire trilobée contenant 3 paires de cellules rétinienne. Entre la cuticule dorsale, non modifiée, et le massif rétinien se trouvent des cellules vacuolaires réduites, réfringentes, qui forment un petit cristallin rudimentaire.

4. — Interprétation générale de l'œil des Pontellides.

Chacun des trois ocelles des *Pontellidae* se ramène, dans toutes les espèces, à l'ocelle nauplien tel que nous le connaissons, et cela sans difficulté.

a. — OCELLE MÉDIAN.

Dans l'ocelle médian, on comprend très bien qu'un allongement hypertrophique est intervenu et a modifié sensiblement la morphologie classique. Les dystrophies sont particulièrement marquées par les trois cellules postérieures qui tendent à refouler et à recouvrir les cellules du groupe antérieur. La cellule rétinienne postérieure médio-dorsale, la plus importante, montre une symétrie radiaire assez nette corroborée par l'épanouissement du corps interne : en 6 branches subégales chez *Pontellopsis regalis*, et discoïdal pour cette même cellule chez *Anomalocera* et *Labidocera*.

La présence d'un second pigment, autre que des caroténoïdes ou des caroténoïdes-protides, dans l'enveloppe pigmentaire chez *P. regalis*, ne nous surprend pas. Nous avons vu que cela se produisait chez certaines espèces comme *Megacyclops gigas* et que, chez *Artemia salina*, la formation des mélanines chez les métanauplius semblait dépendre d'un état physiologique différent, et par conséquent d'une possibilité de synthèse.

La lentille ventrale nous paraît être une formation secondaire, liée à la présence de l'œil. Son origine est très probablement hypodermique. Elle serait induite par l'appareil photo-récepteur. Sa formation cependant paraît en même temps susceptible d'être inhibée ou au contraire

activée selon que l'animal est du sexe mâle ou femelle. Le cas de *P. regalis* est peut-être une exception, il ne nous est pas possible de l'affirmer car nous n'avons jamais eu l'occasion d'étudier l'ocelle du mâle.

b. — OCELLE LATÉRAL.

Dans l'ocelle latéral, nous observons :

— d'une part, une séparation de celui-ci du groupe ocellaire de type nauplien,

— d'autre part un modelage en 3 lobes.

Nous avons vu que la séparation des ocelles intervient dans un certain nombre d'espèces et qu'elle paraît correspondre à une tendance générale.

Il ne fait aucun doute que l'ocelle latéral a pour origine un ocelle du type nauplien constitué par une coupe pigmentaire syncytiale et 6 cellules rétinienne. La division en 3 lobes est probablement intervenue : soit lors de la métamorphose du dernier stade métanauplius, soit au cours des mues suivantes. La formation de ces 3 lobes, qui sont construits comme 3 petits ocelles, a provoqué dans certains cas l'apparition de lentilles cuticulaires supplémentaires (*A. patersoni*). Ce fait nous permet de supposer que le dédoublement de l'ocelle, ou son bourgeonnement, peut au cours d'une évolution à longue échéance, donner naissance à un œil composé.

Nous trouvons également une formation cristalline intéressante interposée entre les lentilles et les cellules rétinienne. Ce cristallin est comparable au cristallin rencontré chez les Sapphirinidae. Il correspond à un groupe de cellules de même origine que les cellules rétinienne dont l'évolution a été différente.

En coupe longitudinale, l'ensemble ocellaire de *L. wollastoni* (fig. 49) ressemble à l'ocelle latéral de *Sapphirina*. On retrouve une lentille cuticulaire externe, mais de nature différente à laquelle fait suite une cellule vacuolaire cristallinienne puis le massif rétinien enchâtonné dans le syncytium pigmentaire. La seule différence importante est l'aspect massif des corps internes au fond des éléments rétinien légèrement allongés.

On pourrait de même comparer cet ocelle à celui de *Nesippus borealis*. Chez ce dernier cependant une masse cristalloïde a remplacé la cellule cristallinienne qui lui a donné naissance.

Au même titre que pour l'ocelle médian, les lentilles sont probablement induites par les éléments photo-récepteurs, et sont formées par des sécrétions chitineuses de l'hypoderme.

c. — INNERVATION.

L'étude de l'innervation ne nous apporte aucun fait nouveau, mais confirme nos observations précédentes :

Séparation d'un élément ganglionnaire impair, le ganglion optique, situé entre les ganglions cérébroïdes et relié à ces derniers par un pont nerveux.

De ce ganglion partent des nerfs destinés aux trois ocelles et aussi aux organes sensoriels frontaux dont le rapport avec l'activité visuelle n'est pas connu.

Chaque nerf optique comprend un nombre de fibres égal au nombre de cellules rétiniennes fonctionnelles.

Chaque fibre en pénétrant dans sa cellule se divise en neurofibrilles dont la majeure partie se termine au fond de la cellule, dans le corps interne.

E. — *Les yeux de Cephalophanes refulgens* G. O. Sars.

Les Copépodes du genre *Cephalophanes* sont pélagiques et appartiennent à la famille des *Phaennidae*. Ils se trouvent surtout dans l'Atlantique tempéré où ils sont représentés par une seule espèce : *C. refulgens* G. O. Sars. FARRAN a retrouvé dans l'Antarctique *C. frigidus* Wolfenden qu'il ramène à l'espèce décrite par Sars.

Nous n'avons jamais trouvé ce Copépode et de ce fait, nous ne ferons que résumer et interpréter la description de l'œil donnée par STEUER.

Les ocelles latéraux diffèrent très peu de ceux des Pontellides. Chacun d'eux comprend une coupe pigmentaire qui contient deux cellules rétiniennes précédées chacune d'une cellule cristallinienne vacuolaire. Un nerf optique formé très probablement de deux fibres nerveuses contourne la coupe pigmentaire par la face interne latéro-dorsale. Chaque fibre pénètre dans une cellule rétinienne par la face supérieure. Il est probable que l'on retrouverait dans les éléments rétiniens un corps interne et les différentes enclaves cytoplasmiques que nous connaissons.

L'ocelle médian n'est pas décrit, nous pensons qu'il ne présente aucune particularité.

Cet œil, bien que plus simple, est à rapprocher de celui des Pontelides. Il mérite cependant d'être étudié minutieusement car il paraît représenter une étape d'évolution orthogénique intéressante.

CHAPITRE III.

LES YEUX COMPOSÉS DES CRUSTACÉS

L'étude en a été faite sur un Euphausiacé indéterminé.

Avant d'aborder les résultats de nos observations, nous rappellerons brièvement la structure de l'œil composé et de l'ommatidie.

L'œil composé est un œil latéral formé par la juxtaposition d'*ommatidies*. Chaque ommatidie (fig. 50) possède une *cornéule* (*C*) avec des cellules cornéagènes (*CC*), sous lesquelles se trouve un *cône réfringent* (*Cr*) plus ou moins chitinoïde entouré de *cellules cristalliniennes* (*Ccr*). Le cristallin précède un certain nombre de *cellules rétinienne*s (*Cr*), et l'ensemble présente une symétrie radiaire. L'ommatidie est entourée d'un *manchon pigmentaire* (*M*) constitué par des cellules qui contiennent des caroténoïdes et le plus souvent des mélanines. Ce manchon est susceptible de se modifier selon l'éclairement subi par l'organe (fig. 50).

Dans le cas qui nous intéresse, nous ne ferons pas intervenir la théorie d'EXNER sur la vision par apposition ou par superposition. Elle demeure en effet entière et n'est pas affectée par l'étude histo-cytologique que nous avons effectuée.

L'innervation, selon CAJAL, se fait par des fibrilles nerveuses qui pénètrent à la base des cellules rétinienne et se terminent à l'extrémité antérieure de ces dernières par un bâtonnet récepteur.

A l'intérieur, la fibrille longe sur le côté axial de la cellule rétinienne un élément particulier, réfringent sur le vivant, strié latitudinalement : le rhabdomère. La juxtaposition des rhabdomères constitue un rhabdome (*Rh*).

1. — La structure de l'ommatidie. Le rhabdome.
L'innervation chez un Euphausiacé indéterminé (Photo 7).

La structure de l'ommatidie chez cette espèce correspond à la description générale : une cornéule avec des cellules cornéagènes, suivie

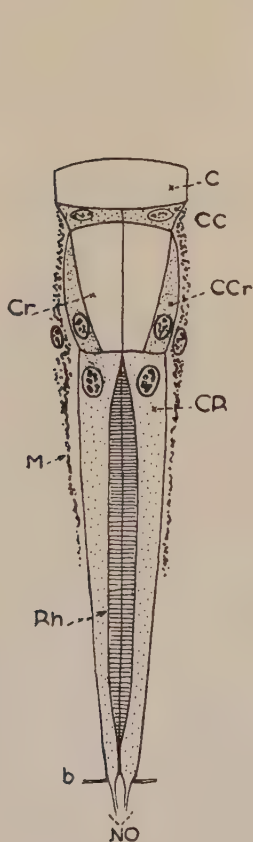


FIG. 50. — Schéma classique de l'ommatidie d'un œil composé d'arthropode. *C* : cornéule ; *CC* : cellules cornéagènes ; *CCr* : cellules cristallinogènes ; *Cr* : cristallin ; *CR* : cellule rétinienne ; *M* : mélanines ; *Rh* : rhabdome.

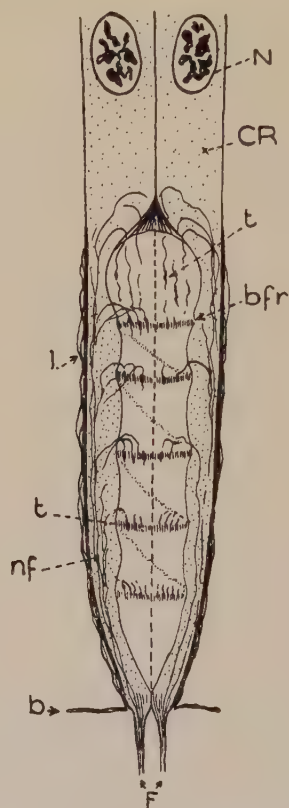


FIG. 51. — Innervation et terminaisons nerveuses dans l'ommatidie. *b* : basale ; *bfr* : bordure frangée ; *CR* : cellule rétinienne ; *l* : région lamellaire ; *N* : noyau de cellule rétinienne ; *nf* : neurofibrilles ; *t* : épaissements et terminaisons neurofibrillaires. (Les cellules pigmentaires ne sont pas figurées).

d'un cristallin à 4 éléments accompagné de ses cellules cristalliniennes, puis un groupe de 6 cellules rétinienne très allongées dont la région inférieure contient pour chacune d'elle, un long rhabdomère (fig. 51). Le rhabdome ainsi formé donne l'impression d'une spirale surmontée

d'une sphérule claire coiffée elle-même d'un petit capuchon cône plus dense. La masse profonde, c'est-à-dire la plus centrale du rhabdome, ne présente pas de structure visible en microscopie optique, en surface on remarque des petites bandes sombres (*b/r*) qui donnent à l'ensemble la morphologie spiralée d'un ressort à boudin. A un fort grossissement on voit que ces bandes sombres sont constituées par de très fines franges entre lesquelles pénètrent les extrémités épaissies de fibrilles qui sont des neurofibrilles (*nf*) et (*t*).

La séparation des rhabdomères est invisible ; cependant pour chaque cellule rétinienne (*CR*) il y a une fibre nerveuse (*F*). Cette dernière après avoir traversé la basale (*b*) (fig. 51) pénètre dans la cellule qui lui correspond en se libérant du névrilemme qui constitue autour de l'ommatidie, tout au moins à sa base, une véritable zone lamellaire (*l*). La fibre dans la cellule longe la face la plus externe de la cellule rétinienne, mais elle se divise déjà en neurofibrilles qui viennent se terminer par groupes dans le rhabdomère. On trouve ainsi à différents niveaux des groupes de neurofibrilles qui s'étalent selon une ligne plus ou moins oblique. Dans la région supérieure au niveau de la sphérule claire, les neurofibrilles se groupent à la base de cette dernière.

2. — Interprétation.

Nous avons retrouvé dans les yeux composés des ommatidies, dont les éléments constitutifs sont absolument comparables à ceux des ocelles des Copépodes, des formations dioptriques comprenant une lentille cuticulaire et un cristallin avec ses éléments cristallogènes. Des éléments photo-récepteurs composés essentiellement de cellules rétiniennes dont la structure est homologable à celle des cellules rétiniennes des ocelles des Copépodes. Le rhabdomère est une formation semblable au corps interne, et CONSTANTINEANU l'a vu se former chez les larves de *Culicidae* par accumulation de substance, au fur et à mesure de la croissance de l'animal, de la même façon que nous avons vu le corps interne se constituer dans les cellules rétiniennes de l'œil médian des métanauplius d'*Artemia salina*. L'innervation est également comparable : pénétration de neurofibrilles entre les franges du rhabdomère et leur terminaison par un épaississement, un filament très fin et un granule. Enfin, nous avons même retrouvé autour des cellules rétiniennes, entre ces dernières et les cellules pigmentaires, une zone lamellaire.

Nous retrouvons ainsi chez les ommatidies, une structure comparable à celle des yeux de Copépodes dont on peut les faire dériver aisément.

CHAPITRE IV.

L'ULTRA STRUCTURE DES CORPS INTERNES D'ARTEMIA SALINA COMPARÉE A CELLE DES RHABDOMÈRES DES YEUX COMPOSÉS

La structure des ommatidies varie peu chez les Arthropodes et une description de cet organe chez les Crustacés correspond à peu de différences près à la description d'une ommatidie d'Insecte.

D'après certains travaux récents nous avons pu constater que l'ultra-structure des rhabdomères est également très voisine dans les ommatidies d'origine différente et nous avons voulu comparer ces ultra-structures à celle des corps internes des cellules rétiniennes de l'ocelle nauplien d'*Artemia salina*.

1. — Ultra structure des rhabdomères des rétinales d'Insectes et de Crustacés.

Les observations ont été effectuées par plusieurs auteurs sur les yeux de *Musca domestica* et *Apis mellifica* (FERNANDEZ-MORAN) ; sur les yeux de *Drosophila melanogaster* (VON DANNEEL et ZEUTZCHEL ; WOLKEN, MELLON et CONTIE ; puis WOLKEN, CAPENOS et TURANO) ; sur les yeux de *Sarcophaga bullata* et *Anax junius* (GOLDSMITH et PHILPOTT) ; enfin sur les yeux d'un crustacé *Limulus polyphemus* (MILLER).

Tous les auteurs ont obtenu des résultats très voisins et sont d'accord pour admettre que le rhabdomère semble constitué de tubes hexagonaux qui lui donnent l'aspect d'un nid d'abeille.

Le plus souvent les auteurs formulent l'hypothèse qu'une telle structure pourrait correspondre à une fonction d'analyseur de lumière polarisée.

2. — Ultra structure du corps interne des cellules rétinienne de l'œil nauplien d'*Artemia salina* (Photo 6).

La technique des coupes ultra minces (200 Angström environ) a été utilisée, et suivie d'examens en microscopie électronique sur les yeux naupliens des larves d'*A. salina*.

Sur les coupes parallèles à l'axe antéro-postérieur de la cellule, le corps interne paraît formé d'un très grand nombre de doubles lamelles osmiophiles disposées perpendiculairement à la paroi cellulaire. Chaque lamelle a 25 Angström d'épaisseur environ, et elle est séparée de sa voisine par une bande moins osmiophile de 80 Angström de large. Les couples ainsi constitués sont distants de 350 ou 500 Angström, approximativement, selon la région examinée.

Sur des coupes transversales, perpendiculaires aux précédentes, le corps interne présente une structure réticulée. Les mailles sont régulières. Elles donnent l'impression d'hexagones juxtaposés, de nids d'abeilles, dont les angles diamétralement opposés et les côtés opposés sont distants respectivement de 500 et 350 Angström, en moyenne. Les bords des hexagones sont très osmiophiles, épais de 25 Angström et les côtés parallèles de deux hexagones juxtaposés sont distants de 80 Angström.

Nous pouvons donc dire avec une quasi certitude que le corps interne est constitué par la juxtaposition de tubules de section hexagonale.

3. — Intérêt de cette comparaison.

L'intérêt de cette comparaison réside surtout dans la mise en évidence d'une similitude de structure qui confirme l'homologie déjà entrevue, grâce aux examens en microscopie optique, entre les rhabdomères et le corps interne.

Quant au rôle joué par le rhabdomère dans la cellule rétinienne d'ommatidie et celui du corps interne, nous ne pouvons encore nous prononcer et nous ne discuterons pas les conclusions tirées en particulier par FERNANDEZ-MORAN. Il n'en demeure pas moins que ce nouveau moyen d'investigation repose le problème de la valeur du rhabdome et permettra peut-être de la résoudre.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS

Les yeux des Crustacés Copépodes, malgré certaines variations morphologiques et structurales sensibles, peuvent tous se ramener à la constitution simple de l'œil nauplien.

Celui-ci se rencontre chez toutes les larves, mais aussi chez les adultes d'un certain nombre d'espèces telles que *Eucalanus elongatus* Dana, *Candacia aethiopica* Dana, *Tisbe (Idya) furcata* Baird, *Tigriopus fulvus* Fisher, *Pleurommama abdominalis* Lubbock, *Megacyclops gigas* Claus. On le trouve également chez de nombreux Crustacés dont les Phyllopodes Branchiopodes comme *Artemia salina* Leach où il coexiste d'ailleurs avec des yeux composés.

C'est un œil médian, impair, généralement situé entre les deux premières antennes, sur la face ventrale de la tête. Quelle que soit l'espèce, il comprend essentiellement 3 ocelles juxtaposés : deux latéro-dorsaux pairs, le troisième médian ventral.

Les trois ocelles ont une structure identique. Chacun est constitué : d'une coupe pigmentaire qui comprend un certain nombre de cellules pigmentaires, deux le plus souvent.

d'un groupe de cellules rétinienues enchâssées dans la coupe pigmentaire et qui forme ce que les auteurs appellent la sphère cristalline.

L'ensemble représente l'appareil photo-récepteur.

Cette structure élémentaire était connue depuis fort longtemps.

1. — Les cellules pigmentaires.

Il fallut attendre le travail de LWOFF sur les pigments caroténoïdes de l'œil de *Tisbe furcata* pour préciser la localisation de ceux-ci dans des cellules spécialisées, séparées des cellules rétinienues. Nous avons pu montrer que ces pigments sont dissous dans un substrat composé de nombreuses sphérules. Ils peuvent s'associer à des protéines qui, selon LWOFF après les travaux de VERNE sur les pigments animaux, sont des albumines et former ainsi un complexe de carotène-albumines de couleur sombre (bleue ou verte). Ces caroténoïdes protides sont le

plus souvent disposés en couche simple, superficielle, sous forme de petits cubes ou plaquettes juxtaposées. Parfois ils envahissent le cytoplasme et coexistent avec des plaquettes de substances qui présentent tous les caractères des pro-mélanines. C'est le cas dans les ocelles de *Megacyclops gigas*.

On peut voir au cours des stades post-embryonnaires d'*Artemia salina* des grains de mélanines noires remplacer progressivement les caroténoïdes. La possibilité de synthèse de ce nouveau pigment paraît s'accroître avec l'âge de l'animal.

2. — La cellule rétinienne.

Elle est orientée de telle sorte que son gros noyau à chromatine diffuse, se trouve vers la face découverte de l'ocelle et caractérise la région supérieure.

Dans le cytoplasme on distingue :

1° une région superficielle qui entoure le noyau, très riche en granulations réfringentes dont certaines, fuchsinophiles, s'agglomèrent pour constituer des petites masses très réfringentes : les *Phaosomes*. Ceux-ci se présentent comme des sphérules, des spicules ou des bâtonnets noueux. Ils peuvent envahir partiellement ou totalement la cellule, et en sortir comme chez *Megacyclops gigas*, à la manière d'un cristallin. Quelquefois, certaines cellules rétiniennes montrent une vacuole centrale plus ou moins volumineuse (*M. gigas*, *Tisbe furcata*) ; les phaosomes s'accumulent alors en plaquettes sur la membrane de la vacuole et accentuent sa réfringence.

ESTERLY avait décrit des ramifications nerveuses à proximité des phaosomes, et en avait conclu que ces derniers avaient une valeur sensorielle. Nous ne sommes pas d'accord avec lui sur ce point.

En effet, d'une part tous les phaosomes ne présentent pas dans leurs environs immédiats des terminaisons neurofibrillaires, d'autre part ils sont très réfringents et se développent assez souvent d'une manière hypertrophique. Ceci nous permet de supposer qu'ils jouent un rôle dioptrique, réfractant, à l'intérieur de la cellule. Il est même possible de supposer une décomposition spectrale de la lumière à leur niveau.

2° la région moyenne du cytoplasme est finement granuleuse. Elle contient surtout le chondriome.

3° en profondeur, le cytoplasme est très granuleux, éosinophile et finement strié. Il possède une formation particulière, épaisse qui tapisse tout le fond de la cellule : *le corps interne*. C'est une masse vitreuse très réfringente sur le vivant, fuchsinophile, réductrice, contenant une grande proportion de substances lipidiques. En microscopie optique, elle ne présente aucune structure visible sauf en surface où elle est finement frangée. La microscopie électronique révèle chez *Artemia salina* une ultrastructure faite de lamelles et de membranes dont l'assemblage forme de longues cellules hexagonales, en nids d'abeilles, selon l'axe antéro-postérieur de l'élément rétinien. Les lamelles sont limitées, vers le cytoplasme, par une double membrane très fine. Cette structure est semblable à celle des rhabdomères étudiés par MORAN dans les ommatidies d'Insectes *Musca domestica* et *Apis mellifica*.

Le corps interne se forme par élaboration progressive. Chez les jeunes individus (nauplius d'*A. salina*) il n'est représenté que par une très fine bande d'environ 1 micron d'épaisseur. Cette formation progressive est comparable à celle des rhabdomères des yeux des larves de *Culicidae* décrite par CONSTANTINEANU.

REMARQUE. — Les cellules rétiniennes et la coupe pigmentaire sont séparées par une zone lamellaire constituée essentiellement par le névrilemme des fibres nerveuses qui ont pénétré dans l'ocelle. On trouve en outre des substances coagulables et des substances réductrices qui paraissent être des produits de sécrétion dont l'origine n'est pas déterminée.

3. — L'appareil d'innervation.

L'œil reçoit un nerf optique divisé en 3 faisceaux destinés respectivement aux 3 ocelles. Dans chaque ocelle, il y a une fibre nerveuse par cellule rétinienne. La pénétration des fibres dans un ocelle se fait généralement par trois ouvertures ménagées dans la face pigmentée, entre les cellules pigmentaires. Il y a :

- une ouverture postérieure,
- une ouverture antérieure,
- une ouverture centrale.

On peut ne voir qu'un seul orifice. Il se trouve alors au centre de la face pigmentée.

Chaque fibre entre dans la cellule rétinienne correspondante par la face supérieure de telle sorte que les ocelles ont souvent été considérés comme inversés par les auteurs. La fibre se ramifie dans la cellule en neurofibrilles qui strient le cytoplasme et viennent se terminer dans le corps interne par un épaississement, puis un filament, et un granule plus ou moins vésiculeux.

Chez *A. salina* le nombre de neurofibrilles augmente avec l'âge du nauplius. Leur multiplication semble provoquer un épaississement du corps interne. Ceci peut faire penser à un rapport étroit entre la sécrétion et l'activité nerveuse de la cellule rétinienne. Il serait intéressant de suivre cette progression en microscopie électronique sur des stades métanaupliens plus âgés et sur des Copépodes.

4. — Le ganglion optique.

L'origine de l'œil. — Les fibres nerveuses de l'œil forment un nerf optique qui naît d'un ganglion impair situé en avant et entre les ganglions cérébroïdes. Ce ganglion est lui-même relié au cerveau par un pont nerveux. Il vient d'une plaque nerveuse impaire qui semble de règle chez les Crustacés et avait été signalée chez les embryons de *Moïna* par GROBBEN dès 1879, chez *Daphnella* par SOMASSA, chez *Lerneæ* et *Polyphæmus* par PEDASCHENKO, chez *Cypris* par MULLER CALE. D'autre part cette formation d'origine ectodermique est totalement indépendante des ganglions cérébroïdes. Ce n'est que secondairement qu'elle entre dans la constitution du cerveau préoral.

L'œil à la naissance du nauplius est compris dans l'ensemble ganglionnaire impair. Ce n'est qu'au cours des mues suivantes qu'il va s'en séparer, tout au moins chez *A. salina*, puis se souder à l'hypoderme frontal par une petite membrane qui s'insère selon la ligne équatoriale de l'ocelle médian. Le reste de la membrane ocellaire provient de l'enveloppe cérébrale.

Ces remarques ont un très grand intérêt quant à l'origine de l'œil médian des Crustacés. La position de ce dernier, le plus souvent, contre l'hypoderme frontal de l'animal fait que la plupart des auteurs l'ont considéré comme issu d'un bourgeonnement hypodermique relié secondairement au cerveau. En réalité, il semble que la plaque apicale impaire bourgeonne trois lobes qui donnent par la suite les trois ocelles. Ce n'est que secondairement que l'œil se rapprocherait de l'hypoderme. Celui-ci

ne serait responsable que de la formation de quelques éléments membraneux de soutien et parfois des éléments dioptriques tels que les épaissements chitineux observés dans la région cuticulaire située face à l'ocelle médian de *Candacia æthiopica* par exemple.

Ajoutons que le ganglion optique reçoit des nerfs issus des soies sensorielles frontales et du rostre.

*
* *

Chez beaucoup d'autres espèces, l'œil nauplien subit des transformations morphologiques importantes.

1. — Ces transformations n'affectent pas, ou très peu, leur structure. Les constituants de l'ocelle primitif se retrouvent.

2. — On peut observer chez certaines espèces des appareils dioptriques cuticulaires qui sont des formations secondaires.

3. — Ces yeux forment des complexes oculaires. Ils comprennent toujours 3 ocelles, mais qui sont parfois séparés. Les modifications morphologiques peuvent intéresser les 3 ocelles, ou bien la paire d'ocelles latéro-dorsaux, ou seulement l'ocelle médian.

4. — Ces yeux peuvent être classés en 4 groupes :

— Les yeux des *Sapphirinidae* et des *Corycoïdæ*.

— Les yeux des *Centropagidae*.

— Les yeux des Copépodes parasites (*Caliginae* et *Lerneidae*).

— Les yeux des *Pontellidae*.

(Les yeux de *Cephalophanes* se rapprochent de ces derniers.)

A. — *Les yeux des Sapphirinidae et des Corycoïdæ.*

Sauf chez les mâles des Copilies, les 3 ocelles sont toujours séparés.

1. — *Chez les Sapphirines, genre Sapphirina.*

a) L'ocelle médian est petit, du type nauplien. Il est formé de 2 cupules colorées : l'une postérieure à 4 cellules pigmentaires contenant des caroténoïdes et des caroténoïdes protides ; l'autre antérieure de

même structure mais à deux cellules seulement. La cupule postérieure enchâsse 5 cellules rétinienne avec leur corps interne et deux seulement ont une vacuole réfringente. La cupule antérieure sertit deux cellules rétinienne avec corps interne et vacuole. L'ocelle s'est étiré vers l'avant de sorte que la cupule antérieure a légèrement basculé dans le même sens, avec ses cellules rétinienne, et fait vis-à-vis aux éléments postérieurs.

b) Chaque ocelle latéral présente des dystrophies plus accentuées. L'œil primitif serait formé de 8 éléments visuels.

L'un d'eux ne possède plus de corps interne, mais sa vacuole réfringente est devenue énorme et représente un cristallin contre lequel on retrouve le noyau en dégénérescence.

— 4 cellules rétinienne constituent un massif bulbaire, et possèdent leur corps interne d'aspect normal. Leur coupe pigmentaire annexe contient des caroténoïdes protides.

— 3 cellules rétinienne spéciales et strictement localisées se sont allongées démesurément en arrière du cristallin, ainsi que leur corps interne. Les cellules pigmentaires forment un tube dont le cytoplasme contient des caroténoïdes et des mélanines noires. Ce tube est en réalité constitué par 2 tubes accolés dont l'un contient 2 cellules rétinienne et l'autre, le supérieur, une seule.

— Le cristallin est entouré d'un cône membraneux qui vient se fixer autour d'une formation hypodermique frontale qui est la lentille.

c) L'innervation est comparable à celle observée dans les yeux naupliens.

— Dans l'ocelle médian les fibres sont étalées tout le long de l'axe médio-dorsal et y pénètrent par 3 points : l'un postérieur, le second médian, le troisième antérieur.

— Dans les ocelles latéraux, la pénétration des faisceaux nerveux s'effectue latéralement entre le cristallin et le tube pigmentaire.

— La ramification des neurofibrilles dans les grandes cellules rétinienne se fait tout le long de la face latérale interne du corps interne.

— Le ganglion optique se trouve en avant des ganglions cérébroïdes sous la forme d'une petite languette trapézoïdale. On y reconnaît un nombre de neurones égal à celui des neurofibrilles destinées aux cellules rétinienne des ocelles.

2. — Les yeux des femelles de *Copilia* et ceux des *Corycoeidae*.

Ils sont comparables à ceux des Sapphirines. Cependant il faut remarquer :

a) Que dans les yeux latéraux des *Copilia* femelles et des *Corycoeides*, les cellules rétinienne du bulbe sont en régression. Les corps internes sont très petits. Les éléments rétiniens tendent à constituer un syncytium.

b) Que chez les *Corycoeides*, il existe une formation réfringente, stratifiée, entre l'hémisphère postérieur du cristallin et les cellules rétiniennes. Cette formation, solide, proviendrait d'une sécrétion de la cellule cristallinienne qui deviendrait ainsi cristallogène.

3. — Mâles de *Copilia*.

Chez les mâles de *Copilia* l'œil est encore très proche de l'œil nauplien. Les 3 ocelles sont juxtaposés, mais les latéraux sont beaucoup plus développés que le médian. En outre : les cellules pigmentaires contiennent des mélanines, un élément visuel est devenu cristallin, et 3 cellules rétiniennes sont légèrement allongées et se distinguent d'un groupe de 4 du type normal. On ne trouve chez les mâles de *Copilia* ni cône membraneux ni appareil dioptrique frontal.

4. — Copépodites des femelles de *Copilia*.

Chez les Copépodites des femelles de *Copilia*, le tube pigmentaire des ocelles latéraux s'allonge ainsi que les cellules rétiniennes correspondantes. La membrane autour du cristallin se développe et va constituer le cône membraneux, et relativement tôt les lentilles frontales apparaissent.

B. — Les yeux des *Centropagidae*.

Les 3 ocelles sont groupés.

1. — L'ocelle médian est hypertrophié. Les cellules rétiniennes se sont allongées verticalement et ont légèrement basculé autour du nerf

optique. L'un des six éléments visuels est devenu une cellule cristallogène qui recouvre l'hémisphère inférieur d'un cristallin sphérique. La gaine pigmentaire contient surtout des caroténoïdes protides bleu-noir, mais pas de mélanines.

2. — Les ocelles latéraux ont conservé une morphologie et une structure nauplienne.

3. — Cet œil est intéressant car il démontre que c'est à partir de l'œil du nauplius que vont s'effectuer toutes les métamorphoses : les 3 ocelles ont conservé leur position respective et un seul a évolué.

C. — *Chez les Caliginae et les Lernaëidae.*

1. — *Caligidae Caliginae.*

Les 3 ocelles sont groupés. L'ocelle médian est du type nauplien. Les deux latéraux sont globuleux à symétrie radiaire. Pour chacun de ces derniers une cellule visuelle est devenue cristallogène et, comparable à celle de l'ocelle médian de *Centropages*, a élaboré un cristallin qui émerge de la coupe pigmentaire sur la face dorsale. Les pigments sont contenus dans deux coupes : l'une superficielle à mélanines, l'autre interne à caroténoïdes.

La chitine dorsale du Copépode, face à chaque ocelle latéral s'épaissit, sous forme de lentille cuticulaire translucide, chez certaines espèces (*Lepeophtheirus nordmanni*).

2. — *Caligidae Pandarinae.*

Il n'y a pas ou peu de différences morphologiques et structurales en général.

Par contre, chez *Nesippus borealis*, les yeux latéraux ont subi une transformation comparable à celle des *Sapphirinidae*. La cellule cristallinienne est devenue cristallogène. Elle a sécrété un cristallin qui s'est soudé à un fort épaissement chitineux frontal.

3. — *Lernaëidae.*

L'œil est comparable à celui des *Caligidae*. On ne trouve pas d'épaississement chitineux, et le plus souvent, chez les femelles adultes, les

ocelles disparaissent pendant la vie parasite du Copépode sur son deuxième hôte.

D. — *Chez les Pontellidae.*

Les trois ocelles sont très séparés. Ils ont évolué simultanément, d'une manière différente cependant pour l'ocelle médian et la paire latéro-dorsale.

1. — L'ocelle médian.

Particulièrement important. Il diffère pour la femelle et le mâle par le développement hypertrophique chez ce dernier de la lentille frontale. Il n'y a pas de cristallin proprement dit. 6 cellules rétiniennees sont divisées en 2 groupes. 3 cellules postérieures volumineuses refoulent vers l'avant et tendent à recouvrir 3 cellules antérieures plus petites. Les corps internes sont également allongés et celui de la cellule postérieure dorsale montre une symétrie radiaire.

Le massif rétinien est enveloppé de deux gaines pigmentaires : l'une interne à caroténoïdes, l'autre externe à caroténoïdes protides. Cependant chez *Pontellopsis regalis* la couche externe contient des pigments ayant tous les caractères des pro-mélanines.

La lentille frontale, pluristratifiée, est d'origine hypodermique. Elle est particulièrement importante chez la femelle de *Pontellopsis regalis*, ce qui constitue une exception. Nous n'avons jamais trouvé le mâle et n'avons de ce fait effectué aucune observation.

2. — Les ocelles latéraux.

Chacun présente des épaisissements cuticulaires réfringents externes. Ceux-ci peuvent être doubles (*Anomalocera patersoni*), simples (*Labidocera wollastoni*) ou absents (*Pontellopsis regalis*).

Entre la cuticule et l'appareil photo-récepteur se trouvent 3 cellules vacuolaires cristalliniennes.

Le massif photo-récepteur est trilobé. Chaque lobe est l'équivalent d'un petit ocelle à deux cellules rétiniennees. Le massif pigmentaire est un syncytium à caroténoïdes et caroténoïdes protides.

Malgré son unité, il faut considérer l'organe comme formé de trois

éléments ocellaires qui ont provoqué dans certains cas la multiplication des lentilles cuticulaires (*Anomalocera patersoni*).

REMARQUE.

Les yeux latéraux de *Cephalophanes refulgens* Sars sont, d'après la description et les figures de STEUER, comparables à ceux des Pontellides. La coupe pigmentaire, unique, ne paraît servir que 2 cellules rétinienne. Elle correspondrait ainsi à un lobe de l'ocelle latéral des Pontellides. On trouve également 2 cellules vacuolaires cristalliniennes, mais pas de lentilles cuticulaires.

*
* *

L'anatomie comparée montre que les liens qui existent entre les différents yeux de Copépodes sont très étroits. Elle montre également que beaucoup d'entre eux représentent des étapes successives d'une évolution orthogénique à partir de l'œil nauplien.

Il y a de sérieuses raisons de penser que cette évolution a pour origine l'influence de substances qui dépendent de l'état physiologique de l'animal.

Les diverses modifications interviennent en même temps que la métamorphose de la larve nauplius ou lors des mues des stades copépodites âgés. C'est ainsi qu'elles accompagnent la métamorphose du deuxième stade métanauplius en premier stade copépodite chez *Caligus diaphanus*, et d'une manière générale chez les Caliginae. Chez *Copilia* elles s'effectuent pendant les mues des 4^e, 5^e et 6^e stades copépodites, et se manifestent d'abord par l'apparition des lentilles frontales, puis par l'allongement et la séparation des 3 ocelles. Bien que le matériel nous ait manqué pour en faire l'observation, il est probable que l'œil chez cette espèce subit une première métamorphose lors du dernier stade métanauplien et on sait que chez les Crustacés supérieurs, les métamorphoses dépendent d'interactions humérales. On a pu mettre en évidence des sécrétions et neurosécrétions dont les actions freinatrices ou accélératrices sur les phénomènes de croissance, de mue et de métamorphose, de reproduction, de métabolisme, etc. sont très précises. Il est fort probable que nous avons chez les Copépodes des mécanismes semblables, où l'œil serait un des effecteurs très sensible. Il ne nous est pas encore possible de préciser la position des centres producteurs de

substances actives. Cependant, chez les *Sapphirinidae* et les *Corycoeidae* nous avons trouvé une région particulière, nucléée, constituant la portion antérieure du ganglion optique. Chez les *Centropagidae*, nous avons vu un tissu de type glandulaire situé dans le front de l'animal, et relié au ganglion optique par un nerf important. Chez de nombreux autres genres et espèces, en particulier chez les Pontellides, les tissus contenus dans les segments céphalique et thoracique sont fort compacts et richement innervés. Il ne serait pas impossible que ces organes et tissus aient des fonctions endocrines au même titre que la glande du sinus, l'organe X ou l'organe Y, qui pourraient agir en synergie.

Au cours de la mue, les cellules pigmentaires de l'œil acquièrent, le plus souvent, la possibilité de synthétiser les pigments mélaniques. Le mécanisme de cette élaboration n'est pas élucidé. Il semble cependant passer, dans la plupart des cas, par un stade d'association des protéines et des caroténoïdes. Cette combinaison entraîne peut-être par la suite une dégradation plus rapide des protéines sous l'influence d'une oxydase.

1° La première transformation importante qui intervient dans l'ocelle nauplien est la spécialisation d'une cellule cristallinienne.

a. — Chez *Megacyclops gigas*, il semble que les cellules visuelles ont conservé une large potentialité. Toutes sont susceptibles de se transformer en cellules cristalliniennes. Dans chaque ocelle cependant une cellule, généralement la médiane, a déjà des caractères cristalliniens, très nets, et semble particulièrement préadaptée à son rôle futur.

b. — La cellule cristallinienne peut demeurer vacuolaire, par exemple dans les ocelles latéraux des *Sapphirinidae*.

c. — La cellule cristallinienne peut être vacuolaire et partiellement cristallinogène. Une cupule cristalline apparaît contre son hémisphère postérieur (*Corycoeidae*).

d. — La cellule cristallinienne peut devenir cristallinogène. Le cristallin peut être contenu dans l'élément sécréteur (*Caliginae*). Ou encore être coiffé par la cellule qui lui a donné naissance (*Centropagidae*).

e. — La cellule cristallinogène peut disparaître après avoir produit la masse cristalloïde (*Nesippus*).

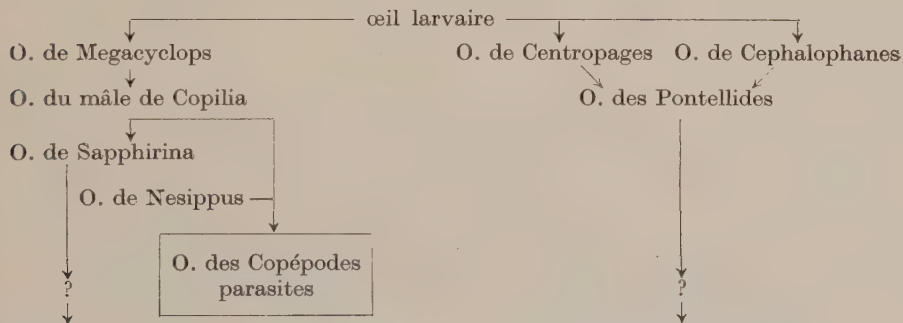
2° La seconde transformation importante correspond à la croissance hypertrophique des cellules rétinienne. Les dystrophies peuvent intéresser l'ocelle médian, la paire latéro-dorsale, ou simultanément les 3 ocelles.

Dans certains cas, le développement exagéré de l'œil semble dépendre de l'action d'hormones sexuelles morphogènes. Ces dernières contrôlraient l'apparition de caractères sexuels secondaires auxquels appartiendraient en partie les organes visuels. Par exemple chez le mâle de *Copilia*, la croissance de l'œil paraît inhibée dès le 4^e ou 5^e stade copépodite. C'est à ce stade que les glandes génitales se développent et que les caractères secondaires du sexe vont apparaître. Chez les Pontellides, on pourrait concevoir un mécanisme semblable par l'intermédiaire de substances du même ordre excitant ou ralentissant la formation de la lentille hypodermique de l'œil ventral.

3^o Le développement hypertrophique des yeux entraîne généralement la séparation des ocelles et la révélation d'un ganglion optique.

4^o La croissance hypertrophique de l'œil provoque l'induction dans la plupart des cas d'une lentille cuticulaire d'origine hypodermique. Cette formation peut être influencée par le sexe de l'animal.

5^o L'évolution orthogénique à partir de l'œil nauplien peut se traduire par le tableau suivant :



On peut comparer ce tableau à la classification actuelle des *Copépodiiformes* basée sur des éléments de morphologie externe. Il confirme la division en deux grands ordres : les *Copépoda* et les *Cyclopoïda*.

Cette comparaison effectuée sur une plus grande échelle permettrait peut-être de montrer que l'œil des Copépodes est un élément de signification phylogénique intéressante.

D'autre part, chez les Copépodes parasites les yeux paraissent fixés dans un type morphologique défini alors que chez les *Sapphirines* et les *Pontellides* ils sont encore susceptibles d'évoluer.

*
* *

LWOFF, dans son travail sur l'œil d'*Idya (Tisbe) furcata* considère que : « L'œil des Malacostracés adultes présente une grande uniformité de structure, et les analogies que l'on peut établir entre une ommatidie de Malacostracé et un ocelle de Copépode sont assez lointaines et relèvent plutôt d'une similitude hypothétique de fonction que d'une ressemblance morphologique. Les rapports entre les cellules et le nerf optique dans un ocelle et une ommatidie sont en particulier différents. »

Or, tous les éléments constitutifs de l'œil et par suite de l'ocelle des Copépodes se retrouvent dans l'ommatidie. En effet :

1° Les cellules pigmentaires sont comparables.

2° Les cellules rétinienne avec leurs corps internes correspondent aux cellules rétinienne de l'ommatidie avec leurs rhabdomères. L'ultra-structure des uns et des autres confirme leur similitude.

3° Les neurofibrilles se terminent d'une manière identique dans les cellules des deux organes.

4° Il n'y a qu'une fibre nerveuse par élément rétinien. Elle se sépare de son névrilemme qui constitue une zone lamellaire avant de pénétrer dans la cellule.

5° Le cristallin et les cellules cristallogènes apparaissent de la même façon.

6° Les lentilles hypodermiques et les cornéules sont homologues.

Les yeux des *Sapphirinidae* et des *Corycoeidae* représentent peut-être l'étape la plus proche de l'ommatidie.



PHOTO 1. — Coupe sagittale de l'ensemble neuro-oculaire de *Diaptomus cyanoceus*. La coupe passe par l'ocelle médian, entre les deux ocelles latéraux. Remarquer les fibres nerveuses (indiquées par une flèche), leur origine dans le ganglion optique (G), et leur pénétration dans l'ocelle.

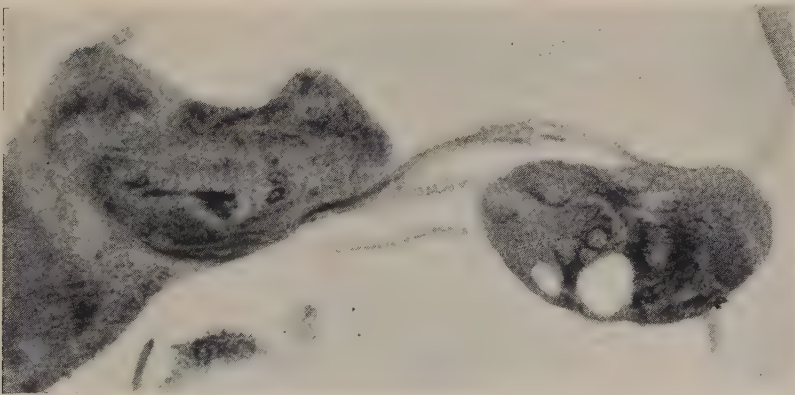


PHOTO 2. — Coupe sagittale du ganglion optique et de l'ocelle médian de *Sapphirina maculosa*, montrant la pénétration des fibres nerveuses et les phasomes (tachés sombres).



PHOTO 3. — Coupe transversale de l'ocelle médian de la femelle de *Pontellopsis regalis*.



PHOTO 4. — Coupe transversale de l'ocelle médian de *Pontellopsis regalis* montrant les 6 branches du corps interne de la cellule rétinienne postérieure médiane. A la partie inférieure de l'ocelle se remarquent des sections de fibres nerveuses.

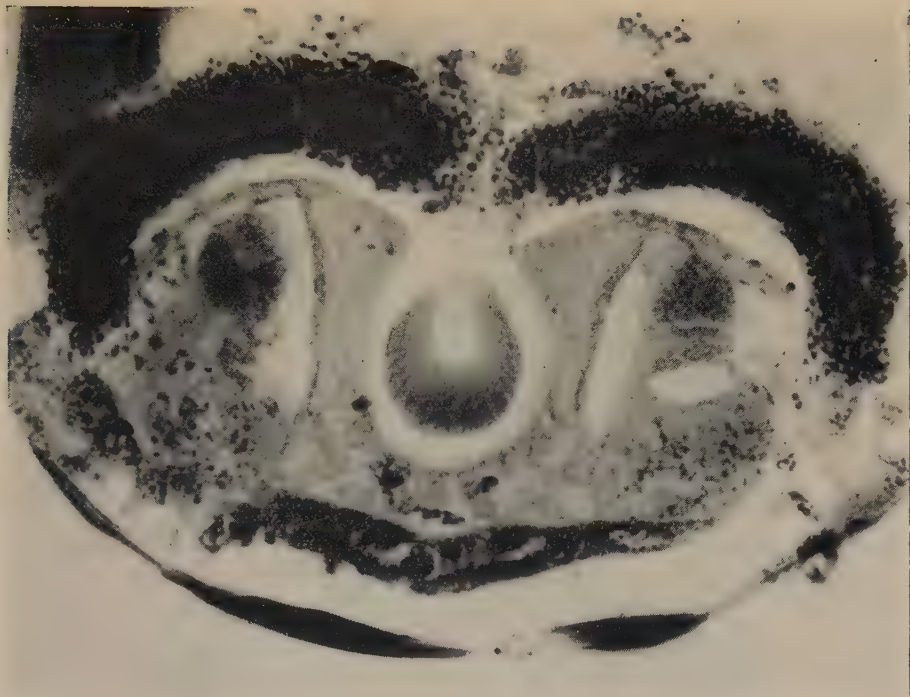


PHOTO 5. — Coupe transversale passant par la cellule postérieure centrale de l'ocelle médian d'*Anomalocera patersoni*. Remarquer la striation radiaire du corps interne.

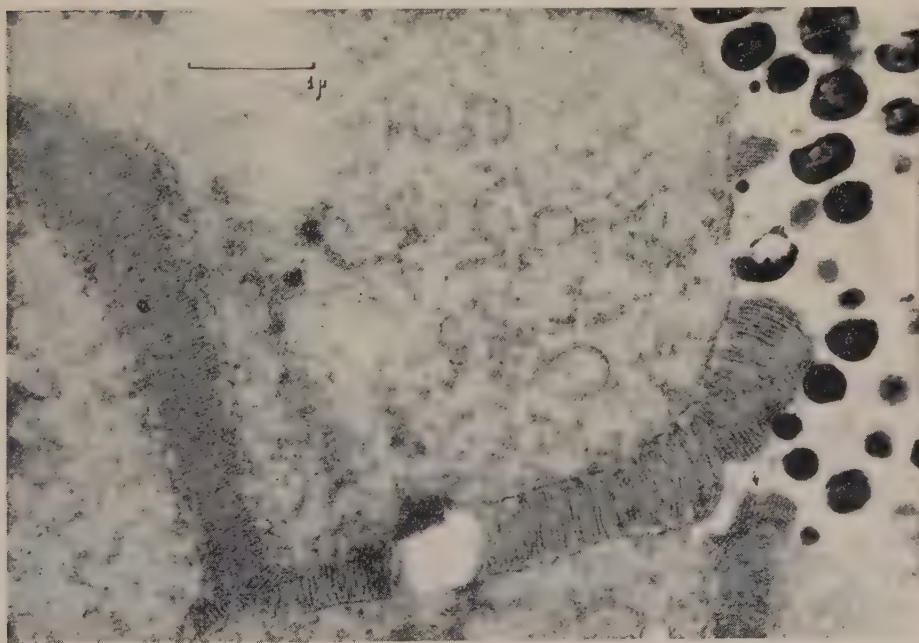


PHOTO 6. — Ultra structure du corps interne dans les cellules rétinienne d'un metanauplius d'*Artemia salina*. On peut voir en bas et à droite de la photo, indiqué par une flèche, la structure en nid du corps interne (fixation au Dalton modifié).

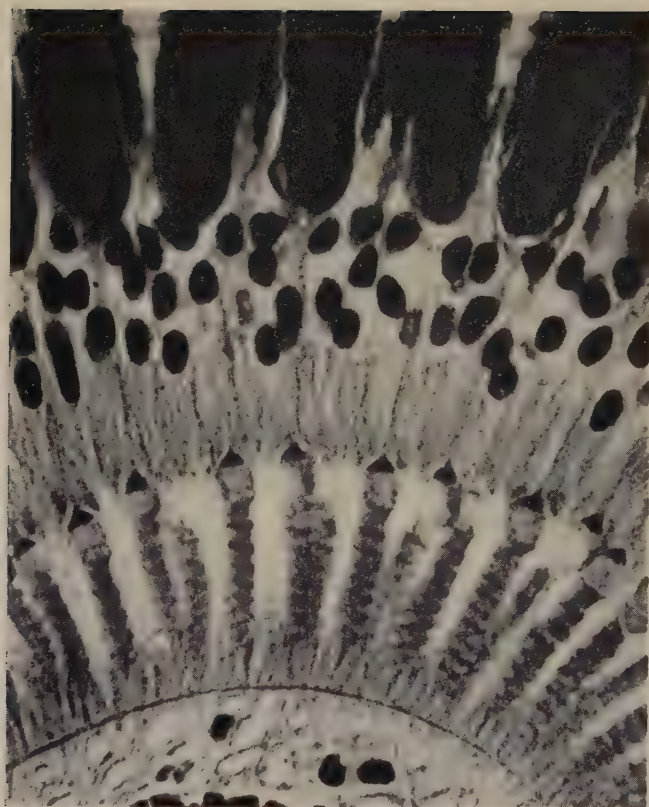


PHOTO 7. — Coupe de l'œil d'un Euphausiacé indéterminé. Les bandes sombres du rhabdome correspondent aux terminaisons neurofibrillaires.

BIBLIOGRAPHIE

1926. ABELOOS (M.) et FISCHER (E.). — Sur l'origine et les migrations des pigments caroténoides chez les Crustacés. *C. R. Soc. Biol.*, XCV.
1927. — Les pigments caroténoides chez les Crustacés. Sur l'origine des pigments de la carapace. *C. R. Soc. Biol.*, XCVI.
1926. ABELOOS (M.) et TEISSIER (G.). — Notes sur les pigments animaux. *Bull. Soc. Zool. France*, LI, n° 2.
1926. ABELOOS (M.) et TOUMANOFF (K.). — Sur la présence de Carotinalbumines chez *Carausius morosus* Br. *Bull. Soc. Zool. France*, LI, n° 2.
1911. AMMA (K.). — Ueber die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. *Arch. Zellforsch.*, Leipzig, VI.
1954. ARVY (L.), ECHALIER, GABE. — Modifications des gonades de *Carcinides maenas* L. après ablation bilatérale des organes Y. *C. R. Ac. Sc.*, 239-1853.
1901. BEER (T.). — Ueber primitive Sehorgane. *Wiener Klin. Wochenschr.*, pp. 255 261 ; 285-293 ; 314-324.
1937. BERNARD (F.). — Recherches sur la morphogénèse des yeux composés d'Arthropodes. *Bull. biol. France Belgique*, Suppl. XXIII.
1916. BERNHARDS (H.). — Der Bau Komplexaugen von *Astacus fluviatilis*. Ein Beitrag zur Morphologie der Decapoden. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, CXVI.
1923. BLAAS (E.). — Ueber die Rotfärbung von *Diaptomus vulgaris* Arbeiten aus dem Zool. Inst. d. Univers. Innsbrück, I, fl.
1920. BUSCH (W.). — Beiträgen zur Frage der Eihüllenbildung bei *Centropages hamatus* Lilly. *Zool. Anzeig.*, Leipzig, LI.
1892. CANU. — Les Copépodes du Boulonnais. *Trav. St. Zool. Wimereux*, VI.
1910. CAJAL (RAMON Y). — La retina de los muscoides. *Bol. R. Soc. Esp. de Historia natural*.
1915. CAJAL (RAMON Y) et SANCHEZ Y SANCHEZ (D.). — Contribucion al conocimiento de los centros nerviosos de los insectos. I. Retina y centros opticos. *Trab. del Lab. de Invest. biol. de Univ. de Madrid*, 13.
1885. CARRIÈRE (J.). — Die Sehorgane der Thiere Vergleichend-anatomisch dargestellt. München und Leipzig. R. Oldenbrüg (Ed.). VIII.
1858. CLAUS (C.). — Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden. *Arch. f. Naturgeschichte*, XXIV.
1859. — Ueber das Auge des Sapphirinen und Pontellen. *Arch. f. Anat. Physiol. u. wiss. Med.*
1886. — Untersuchungen über die organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia*. *Arb. Zool. Inst. Wien*, VI.
1891. — Das Medianauge der Crustaceen. *Arb. Zool. Inst. Wien*, IX.
1906. CLENDON (J. F. Mac). — On the development of parasitic Copepods. *Biol. Bull. of Woods Hole Marin. Lab.*, XII.
1930. CONSTANTINEANU (M.). — Sehorgane bei dem in Süßwasser lebenden Dip-terlarven. *Zool. Jahrb.*, Anat., 52.
1953. DAHL (Erick). — Frontal organs in free living Copepods. *Kungl. Fysio-grafiska sällskapetets 1 Lund Förhandlingar*, Bd. 23, n° 5.
1850. DANA (J. D.). — On the eye of *Sapphirina*, *Corycoeus*. *Am. Journ. A. Sc.*, 2 ; vol. 9.

1957. DANNEEL (R., von) et ZEUTZCHEL (B.). — Ueber den Feinbau der Retinula bei *Drosophila melanogaster*. *Z. Naturforschg.*, 12 b., pp. 580-83, 3 fig., 3 cl.
1913. DEMBOWSKI (J.). — Ueber den Bau der Augen von *Ocypoda ceratophthalma* Fabr. *Zool. Jahrb., Anat.*, XXXVI.
1928. DAWYDOFF (C.). — *Traité d'embryologie comparée des invertébrés*. Masson. Paris.
1909. DEMOLL (R.). — Ueber die Augen und die Augenstiel reflexe von *Squilla mantis*. *Zool. Jahrb., Anat.*, XXVII.
1910. — Die Physiologie des Facettenauges. *Ergebnisse und Fortschritte der Zool.*, II.
1912. DOBKIEWICZ. — Ueber die Augen der Tiefsseegalatheiden. *Zeitsch. wiss. Zool.*, XCIX.
1946. ECHALIER (L.). — Influence de l'organe Y sur la régénération des pattes chez *Carcinides moenas* L. *C. R. Acad. Sc.*, 242, 2181.
1915. — Rôle de l'organe Y dans la détermination de la mue chez *Carcinides moenas* L. Exp. d'implantation. *C. R. Acad. Sc.*, 240, 1581.
1927. EGGERT. — Beitrag zur Rückbildung der Augen bei der Isopoden Familie *Cymothoa*. *Zool. Anz.*, 73.
1906. ESTERLY (C. O.). — Some observations on the nervous system of Copepoda. *Univ. of California. Pug. Zool.*, III.
1908. — The light recipient organs of the Copepod *Eucalanus elongatus*. *Bull. Museum of Comparative Zool.*, LIII.
1891. EXNER (S.). — Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien. Fr. Deutiche.
1916. FASTEN (N.). The eye of the parasitic Copepod, *Salmincola edwardsii* Olsson (Lernaeopoda edwardsii). *Biol. Bull. Woods Hole*, XXXI.
1955. FERNANDEZ-MORAN (H.). — Exp. Cell. Res. 5-255. Congrès Latinoamer. Neurocir. VI Montevideo 599.
1956. — Fine structure of the Insect Retinula as revealed by Electron microscopy. *Nature*, n° 4512, pp. 742-743.
1931. FRIEDRICH (H.). — Einige Notizen die Augen der Pontellide *Labidocera wollastoni*. *Zool. Anz.*, 96.
1932. — Die Augen einiger Corycoeiden. *Z. Wiss. Zool.*, 141.
1913. FUCHS (K.). — Die Zellfolge der Copepoden. *Zool. Anz.*, Leipzig, XLII.
1953. GABE (M.). — Sur l'existence chez quelques Crustacés Malacostracés d'un organe comparable à la glande de mue des Insectes. *C. R. Acad. Sc.*, 237, 1111.
1858. GEGENBAUR. — Mitteilungen über die Organisation von *Phyllosoma* und *Sapphirina*. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*
1957. GOLDSMITH (T. H.) et PHILPOTT (D. E.). — The microstructure of the compound eyes of insect. *J. of Biophys. Bioch.*, 3, n° 3, pp. 429-439, 4 pl.
1877. GRENACHER. — Untersuchungen über das Arthropoden Auge. *Klin. Monatsblatten für Augenheilkunde*, XV.
1879. — Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen, Vandenhoeck u Ruprecht. III.
1888. — I. Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. 2. Das Auge des Heteropoden Geschl'dert am *Pterotrachea coronata*. *Abhand. der Naturforsch. Gesell. Zu Halle*, XVI et XVII.
1881. GROBBEN. — Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentionalis* Goddsir. *Arb. aus. Zool. Inst. Wien*, III.
1940. GUIBE (J.) et VERRIER (M. L.). — Les relations entre le développement

- de l'œil et de l'aile chez les insectes. *Bull. Biol. France Belgique*, LXXIV ; fasc. 2.
1902. GUNTHER. — Die Sehorgane der Larve und Imago von *Dytiscus marginalis*. *Zeit. f. wiss. Zool.*, C.
1920. HARMS (W.). — Das rudimentäre Sehorgan eines Höhlendecapoden *Munidopsis polymorpha* Koelbel, aus der Cueva de los Verdes auf der Insel Lazarote. *Zool. Anz.*, LII.
1882. HARTOG (M.). — De l'œil impair des Crustacés. *C. R. Acad. Sc.*
1888. HARTOG. — The morphology of Cyclops and the relations of the Copepoda. *Trans. Linn. Soc. London*, sér. 2 ; V, Zoologie.
1902. HESSE (R.). — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropoden Augen. *Zeit. f. wiss. Zool.*, LXXI.
1913. — Anatomie der Sinnesorgane. *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, IX.
1885. HICKSON (S. J.). — The eye and optic tract of insects. *Quart. Jl. of Micros. Sc.*, sér. 2 ; XXV.
1914. JORSCHKE (H.). — Die Facetteaugen der Orthopteren und Termiten. *Zeit. f. wiss. Zool.*, CXI.
1924. KOLLMANN (M.). — Fonction glandulaire dans l'œil impair des Phyllopoètes. *C. R. Soc. Biol.*, XCI.
1924. — Remarques sur l'œil médian et l'organe frontal des Phyllopoètes branchiopodes. *Bull. Soc. Zool. de France*, XLIX.
1901. KUNSTLER (J.) et GINESTE (Ch.). — Recherches anatomiques et histologiques sur l'œil des Crustacés inférieurs. *Procès-Verbaux de la Soc. Lin. de Bordeaux*.
1914. LEDER (H.). — Ueber die Augen der Pontelliden und die Frontalorgane der Copepoden. *Zool. Anz.*, XLIV.
1925. — Bemerkungen über den feineren Bau des ersten optischen Ganglions bei den Crustaceen. *Zool. Anz.*, XLIV.
1925. LWOFF (A.). — Un caroténoïde pigment oculaire des Copépodes. Son origine et son évolution pendant l'ontogénèse. *C. R. Soc. Biol.*, XCIII.
1927. — Le cycle du pigment caroténoïde chez *Idya furcata* Baird. *Bull. Biol. France et Belgique*, LXI, fasc. 3.
1887. MARK (E. L.). — Simple eyes in Arthropods. *Bull. of the Museum of comp. Zool.*, XIII.
1957. MILLER (W. H.). — Morphologie of the ommatidia of the compound eye of *Limulus*. *J. Biophys. Bioch.*, 3, n° 3, pp. 421-427, 4 pl.
1946. MOREAUX (R.). — Contribution à l'étude de la vision chez les Insectes. *Bull. Soc. Sc. Nancy*, 5-7.
1912. MOROFF (Th.). — Cyclo-histogenetische Studien : 1. — Entwicklung des Facettenaugen bei Crustaceen. 2. — Entwicklung des Muskelgewebes bei Crustaceen. *Zool. Jahrb., Anat.*, XXXIV.
- 1912 b. — Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Medianauges bei Crustaceen. *Zool. Anz.*, XL.
1905. NOWIKOFF (M.). — Ueber die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. *Zeit. f. wiss. Zool.*, LXXIX.
1906. — Einige Bemerkungen über Medianauge und die Frontalorgane von *Artemia salina*. *Zeit. f. wiss. Zool.*, LXXXI.
1890. PARKER (G. H.). — The histology and development of the eye in the Lobster. *Bull. Mus. of Comp. Zool. Harvard College*, XX.

1891. — The compound eye in Crustaceans. *Bull. Mus. of Comp. Zool. Harvard College*, XXI.
1895. — The retina and optic ganglia in Decapods, especially in *Astacus*. *Pub. della staz. Zool. di Napoli*, XII.
- 1898 a. PEDASCHENKO. — Trav. Soc. Imp. Nat. St. Petersburg, XXVI (4) ; n° 7.
- 1898 b. — On the development of the nervous system, the genital cells and dorsal organ of *Lerneæ branchialis*. *Jl. of the Roy. Micr. Soc.*
1924. PLATE. — Allgemeine. *Zool. u. Abstammungslehre*, 2.
1896. RATH (O. von). — Zur Kenntniss der Hautsinnesorgane und des sensibeln Nerven system der Arthropoden. *Zeit. f. wiss. Zool.*, LXI.
1891. RICHARD (J.). — Recherches sur le système glandulaire et sur le système nerveux des copépodes libres d'eau douce suivies d'une révision des espèces de ce groupe qui vivent en France. *Ann. Sc. nat.*, Série 7, Zoologie, XII.
1951. RICHARD (G.). — Le phototropisme des termites en rapport avec leur anatomie sensorielle. *Ann. Sc. nat.*, Zoologie, Série 11, XII.
1933. ROSE (M.). — Les Copépodes pélagiques. Faune de France Lechevalier.
1933. — *Nogagella siphonophoræ* n. sp. Copépode Caligide parasite des Siphonophores. *Ann. Inst. Ocean.*, n^{lle} série, XIII, fasc. 4.
1951. ROSE (M.) et VAISSIÈRE (R.). — Le système excréto-glandulaire des Sapphirines. *Arch. Zool. exp.*, 87, *Notes et Revue*, n° 3, pp. 134-138.
- 1952 a. — Catalogue préliminaire des Copépodes d'Afrique du Nord. 1. Copépoda. *Bull. Soc. Hist. Nat.*, t. 43, pp. 113-136. — 2. Cyclopoida. *B.S.H.N.A.F.N.*, t. 43, pp. 164-176. — 3. Cyclopoida (suite), t. 44, pp. 83-99.
- 1952 b. — Le complexe oculaire des Sapphirines. *Arch. Zool. exp. et gén. Notes et Revue*, 4.
- 1952 c. — *Corina granulosa* Giesbrecht 1892 et *C. longifurca* n. Sp. *Ann. Sc. Nat.*, Zool., sér. 11, XIV.
1899. SCHIMKEWITSCH. — Sur les premiers stades du développement des Copépodes parasites. *Zool. Anz.*
1897. STEUER. — Yeux des Corycoëides. *Zool. Jahrb. Abt. Anat.*, Bd. II.
1928. — Leuchtorgan des Tiefsee Copepoden Cephalophanes. G. O. Sars. *Arb. aus d. Zool. Inst. d* ; Univ. Innsbruck. Bd. 111. Heft. 1.
1913. TROJAN (E.). — Das Auge von Paloemon squilla. *Wien. Denkschr. Akad. wiss. Math. u. Naturw. Kl.*, LXXXVIII.
1954. VAISSIÈRE (R.). — L'œil ventral de la femelle de *Pontellopsis regalis* Dana. *C. R. Acad. Sc.*, 238, n° 8.
1955. — Innervation des cellules rétinienne de l'œil du Copépode Pontellide *Anomalocera patersoni* Templeton. *C. R. Acad. Sc.*, 240.
1955. — A propos de quelques imprégnations argentiques. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'AFN.*, 46.
1956. — Évolution de l'œil médian d'*Artemia Salina* Leach au cours de ses stades post-embryonnaires. *C. R. Acad. Sc.*, 242.
1920. VERNE (J.). — Sur l'oxydation du carotène des Crustacés. *C. R. Soc. Bio.*, LXXXIII.
1921. — Les pigments tégumentaires des Crustacés Décapodes. Thèse Doct. Sc. Nat., 1921, Paris.
1926. — Les pigments dans l'organisme animal. Paris.
1939. VERRIER (M. L.). — Sur le polymorphisme des ommatidies des yeux composés. *Bull. Soc. ent. de Fr.*, 187-190.

1937. WELSH (Jh.) et CHACE (Jr. F. A.). — Eyes of deep sea Crustaceans. 1. Acanthephyridae. — 2. Sergestidae. *Biol. Bull.*, LXXII, n° 1, 57, 74.
1938. — LXXIV, n° 3, 364, 375.
1932. WELSH (J. H.). — The nature and movement of the reflet in pigment in the eye of crustaceans. *J. Exp. Zool.*, 62, n° 1, 173, 180.
1908. WENKE (W.). — Die Augen von *Apus productus*. *Zeit. f. wiss. Zool.*, XCI.
1957. WOLKEN (J. J.), MELLON (A. D.) et CONTIE (G.). — Photoreceptor Structures. II. — *Drosophila melanogaster*. *J. Exp. Zool.*, 134, n° 2, pp. 429-439, 1 pl.
1957. WOLKEN (J. J.), CAPENOS (J.) et TURANO (A.). — Photoreceptor structures. III. — *Drosophila melanogaster*. *J. Biophys. Bioch.*, 3, n° 3, pp. 441, 447, 5 pl.
1904. ZOGRAF (N. von). — Das unpaare Auge, die Frontalorgane und das Nackenorgane einiger Branchiopoden. Berlin.

